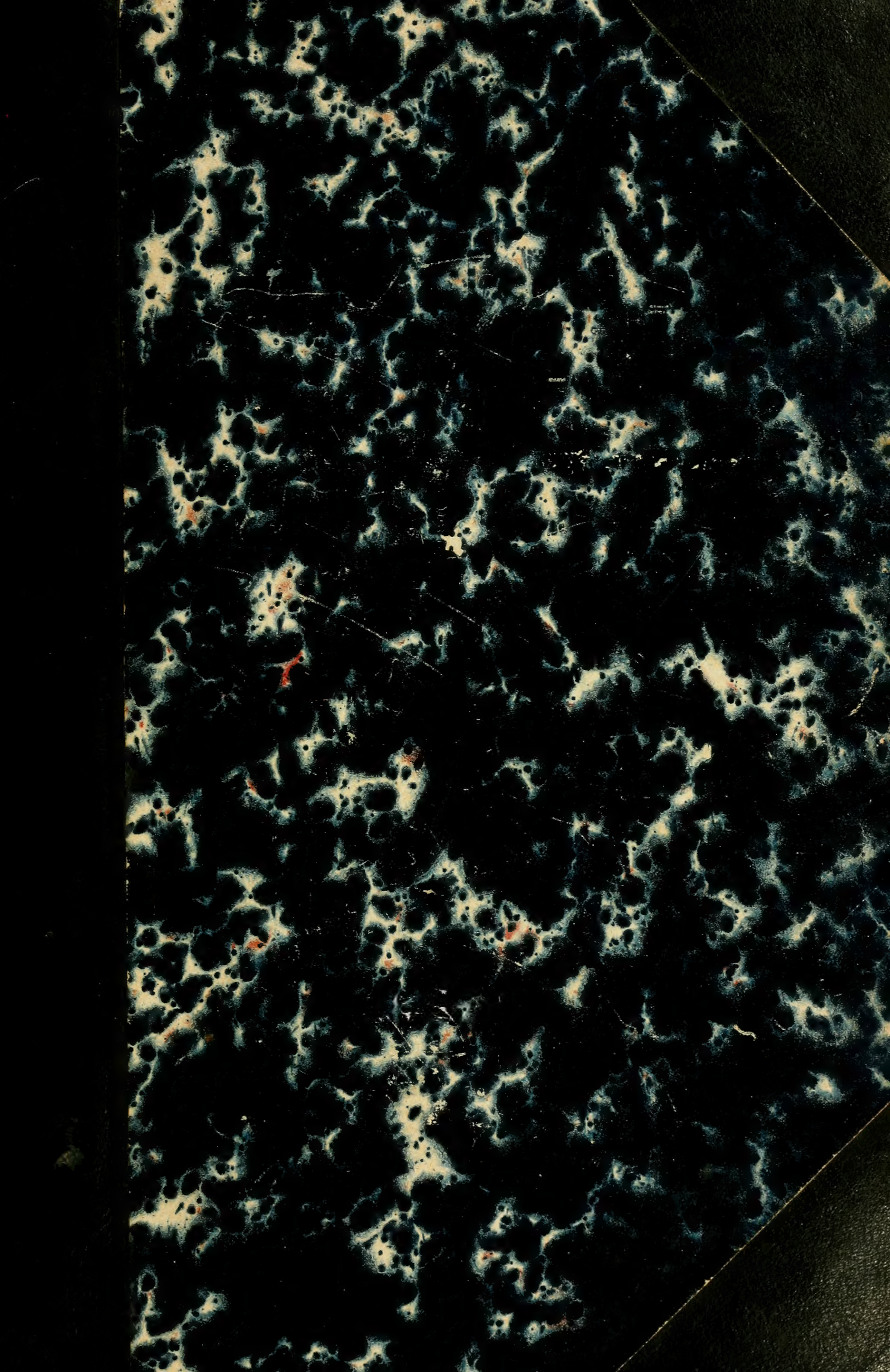
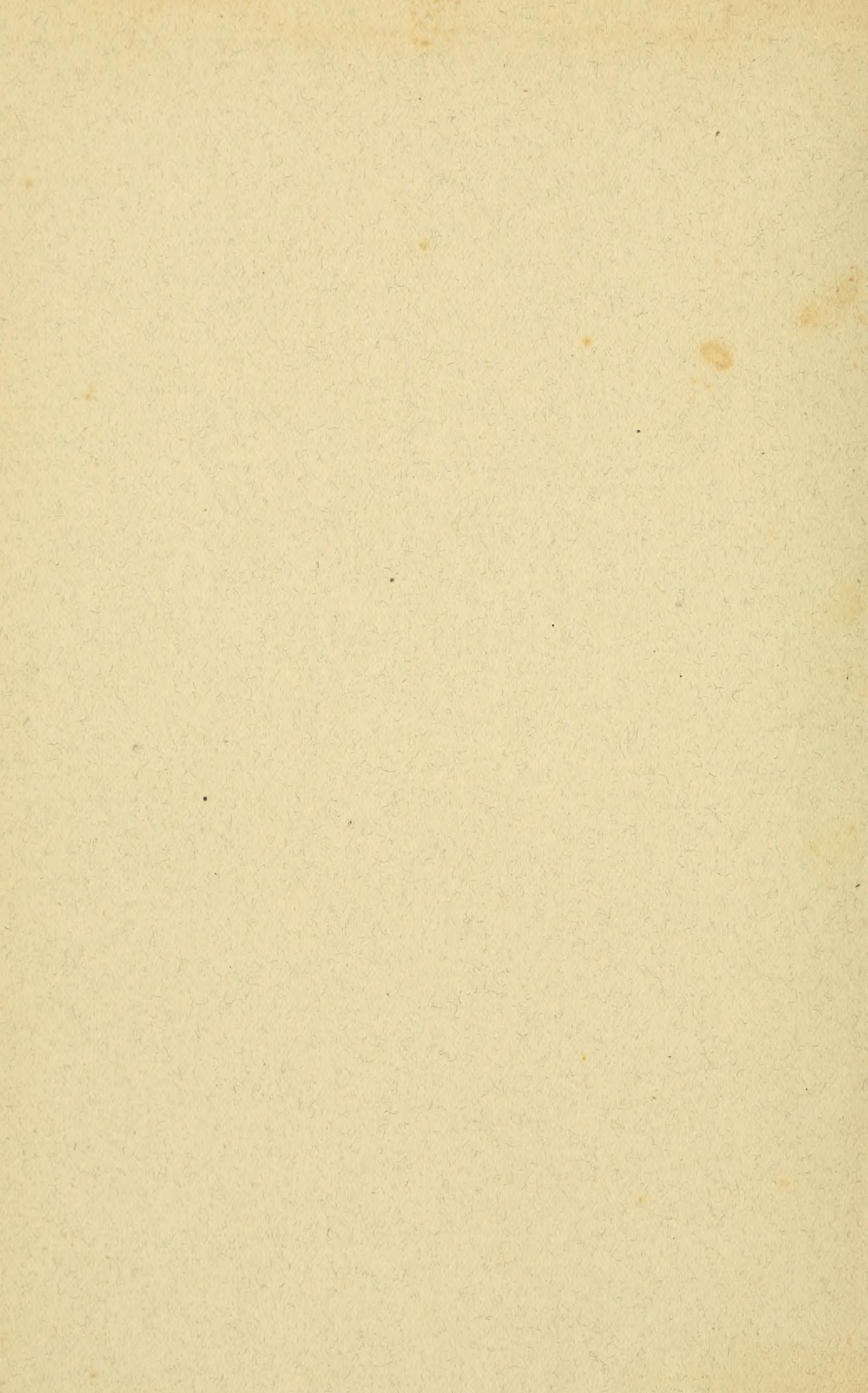
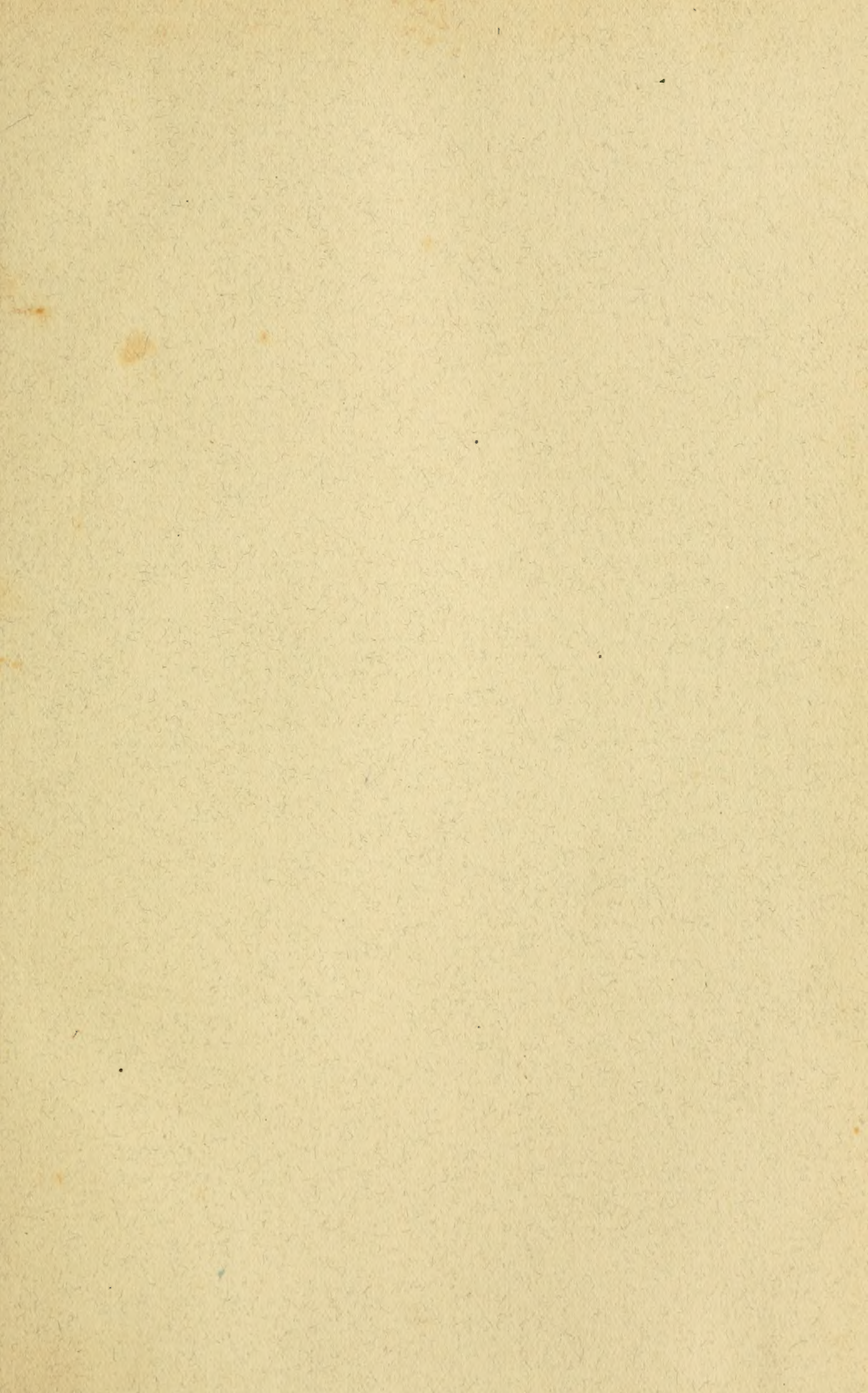












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

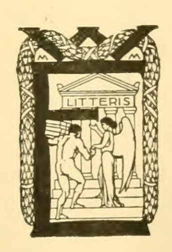
HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTZWEITER BAND

MIT 137 FIGUREN IM TEXT UND 31 TAFELN



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1912



Inhalt des hundertzweiten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 1. Oktober 1912

Zweites Heft

Ausgegeben den 15. Oktober 1912

Drittes und Viertes Heft

Ausgegeben den 29. Oktober 1912



Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren.

Eine histologisch-biologische Untersuchung.

Von

Eduard Degner

aus Freiwalde (Spreewald).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel I—III.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Im Anfang des Sommersemesters 1909 machte mich Herr Prof. Dr. CHUN auf die mannigfachen Unklarheiten aufmerksam, die in den Anschauungen über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren bestehen, und empfahl mir das Studium der hiermit zusammenhängenden Probleme. Der Bau eines Seewasseraquariums in unserm Institut ermöglichte die folgenden Untersuchungen, die größtenteils nur an lebendem Material anzustellen waren. Herr Prof. Dr. C. CHUN verpflichtete mich zu herzlichstem Dank durch das tätige Interesse und die liebenswürdige Förderung, die er mir zuteil werden ließ. Mit größter Bereitwilligkeit sorgte er im Verein mit Herrn Dr. HEMPELMANN für möglichst weitgehende Erfüllung meiner Wünsche in bezug auf Versorgung mit Material, das ich von den zoologischen Stationen Helgoland, Triest, Rovigno und Neapel erhielt. Auch die übrigen Dozenten des Leipziger zoologischen Institutes bewiesen ihr Interesse an der vorliegenden Arbeit durch wertvolle Anregungen und Ratschläge, und ich spreche den Herren Prof. Dr. H. SIMROTH, Prof. Dr. R. WOLTERECK und Dr. O. STECHE auch hier meinen herzlichen Dank aus.

Einleitung.

Die Untersuchungen über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere sind im allgemeinen erst neueren Datums, und zwar beschäftigten sie sich naturgemäß zuerst mit den Farbwechselerscheinungen bei den Vertebraten, und erst später wurden auch die Evertebraten, und zwar speziell die Cephalopoden und Crustaceen in den Kreis der Betrachtungen gezogen. Eine zusammenhängende Darstellung des Ganges der Forschung liefert VAN RYNBERK in einer ausgezeichneten Arbeit (1906), in der er jeder Tiergruppe eine eingehende geschichtliche Behandlung zuteil werden läßt und in einem über 400 Nummern umfassenden Literaturverzeichnis fast alle Arbeiten bis zum Jahre 1906 aufzählt, die sich mit den einschlägigen Problemen beschäftigen. Ich kann also auf eine allgemeine Literaturübersicht verzichten und brauche nur noch auf die Studie von FRANZ (1908) zu verweisen, deren Einleitung den neuesten Stand der Anschauungen, wenigstens in bezug auf eins der Probleme, den Bewegungsmechanismus, allgemein darlegt.

Was nun speziell den Farbenwechsel der Crustaceen anbetrifft, so muß POUCHET als erster bezeichnet werden, der hauptsächlich experimentell, aber auch histologisch die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Chromatophoren zu lösen versuchte; seine Arbeiten (1872—1876) müssen noch heute als die grundlegenden gelten. VAN RYNBERK (1906) faßt POUCHETS Anschauungen kurz dahin zusammen, »daß die Decapoden . . . bewegliche, vom Gesichtsorgan reflektorisch durch den Untergrund zu beeinflussende Chromatophoren verschiedener Farbe besitzen, welche einen mehr oder weniger beschränkten Farbenwechsel erlauben,« und zwar durch pseudopodienartiges Ausstrecken oder Einziehen von Fortsätzen. Diese wenigen Sätze enthalten die Fülle von Problemen, zu deren Aufklärung seit POUCHET eine Menge der verschiedensten Arbeiten geliefert worden sind. Im Laufe der Zeit hat die Frage eine ungeahnte Komplikation erlangt, die erst durch die Arbeiten von KEEBLE und GAMBLE klar zutage getreten ist.

Diese Arbeiten erstrecken sich auf alle in Frage kommenden Gebiete, sie beschäftigen sich mit der Topographie, Histologie, Physiologie, Entwicklungsgeschichte und schließlich mit der biologischen Bedeutung der Chromatophoren. Die Studien, die sich erst nur auf *Hippolyte* bezogen, erweiterten die englischen Forscher, bis sie schließlich die Decapoden und Mysideen insgesamt gleichmäßig berücksichtigten, wobei sie stets auf Fragen von allgemein biologischer Bedeutung eingingen und überraschend weite Gesichtspunkte ausfindig machten. Eine eingehende Würdigung ihrer Arbeiten, deren Veröffentlichung in die Jahre 1900—1905 fällt, bringt schon VAN RYNBERK, sodaß ich hier auf eine Gesamtdarstellung ihrer höchst interessanten Befunde verzichten kann, zumal ich bei den einzelnen Punkten meiner Untersuchung doch ausführlicher auf sie zurückkommen muß.

Während sie nun mit ihrer experimentellen Methode schöne Ergebnisse in betreff der Funktion der Chromatophoren zu verzeichnen haben und anderseits unsere Kenntnis von ihrem Vorkommen und ihrer Topographie wesentlich erweitert und neu fundiert haben, waren sie weniger erfolgreich bei ihren morphologisch-histologischen Studien, und es harrte noch manche wichtige Frage der Beantwortung, die späteren Forschern überlassen blieb. Auch diese wandten sich zumeist der biologisch-physiologischen Seite zu (MINKIEWICZ 1908, 1909; FRÖHLICH 1910; DOFLEIN 1910), während FRANZ (1908, 1910) sich mit der Frage nach Struktur und Bewegungsmechanismus beschäftigte. Trotz aller dieser Arbeiten stehen noch immer folgende Fragen zur

Diskussion: Worauf beruht der Vorgang der Kontraktion und Expansion der Chromatophoren: auf amöboider Eigenbewegung oder intracellulärer Körnchenströmung? Haben die Chromatophoren den Wert einer Zelle oder sind es multicelluläre Organe? Außerdem fehlt noch immer der überzeugende Nachweis der empirisch geforderten Innervierung, eine genaue Darstellung ihrer Entwicklungsgeschichte und schließlich auch ihrer Chemie, da die Resultate von Newbegin (1897) in den letzten vierzehn Jahren mannigfache Ergänzungen gefunden haben. Man sieht, unsere Kenntnisse sind noch äußerst mangelhaft, während wir dagegen über die Reaktionsweise und die Bedeutung der Chromatophoren vor allem durch die umfassenden glänzenden Experimente von Keeble und Gamble weit besser unterrichtet sind.

Ich beschäftigte mich hauptsächlich mit der Frage nach dem Bau und dem Bewegungsmechanismus der Chromatophoren und stellte Versuche nur an, um durch eigne Beobachtung die Wirkung der einzelnen Faktoren kennen zu lernen. Sie einzeln aufzuzählen halte ich für überflüssig, zumal ich ja nur Bekanntes wiederholen könnte. Daneben suchte ich die Frage nach der Innervierung zu entscheiden, wobei ich aber weniger erfolgreich war. Die Frage nach der Chemie ließ ich ganz außer acht, und zur Entwicklungsgeschichte kann ich nur geringe Beiträge bringen. In einem II. Teil will ich über einige biologische Tatsachen und Beobachtungen berichten, die ich an Decapoden und Mysideen gewonnen habe, wobei ich allerdings bemerken muß, daß über erstere nach der ausführlichen Arbeit von Doflein (1910) nur noch wenig Ergänzendes zu sagen übrig ist.

I. Teil.

Die Funktionsweise und der Bau der Crustaceenchromatophoren.

Für eine möglichst allgemeingültige Darstellung der an den Chromatophoren zu beobachtenden Vorgänge ergab sich die Notwendigkeit, eine Neueinteilung der Crustaceenchromatophoren vorzunehmen. Ich fand im Verlauf meiner Untersuchungen, daß zwar das funktionelle Verhalten der Chromatophoren verschieden ist je nach der untersuchten Species, daß aber ihre Struktur überall im ganzen Krusterreich die gleiche ist und somit der Bewegungsmechanismus nach einheitlichen Prinzipien vor sich geht. Die bisherigen Autoren stellten ihre Chromatophorensysteme nach den verschiedensten Gesichtspunkten auf, die für mich nicht anzuwenden waren. Keeble und Gamble (1904) gehen von topographischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden

aus, die für vergleichend-systematische und experimentelle Studien sicherlich sehr wertvoll sind, aber auseinanderreißen, was funktionell zusammengehört; MINKIEWICZ (1908) teilt nach Zahl und Farbe der Pigmente ein und zwar nur für physiologische Betrachtungen an *Hippolyte*; DOFLEIN (1910) endlich gruppiert nach Farbelementen, aber er berücksichtigt nur *Leander*, und so ist seine Einteilung nicht auf die Mysideen zu übertragen.

1. Die Pigmente der Chromatophoren.

Ausgehend von den Beobachtungen, die ich an den verschiedenfarbigen Chromatophoren machte und im Hinblick auf ihr Verhalten bei den Bewegungsvorgängen, kam ich dazu, sie nach der Beschaffenheit der Pigmente zusammenzufassen. Ich glaube, damit ein möglichst weitreichendes Prinzip gefunden zu haben, unter dem sich alle Krusterchromatophoren einbegreifen lassen werden. Ich unterscheide drei Gruppen, in denen ich alle mir bekannt gewordenen Chromatophoren unterbringen konnte. Es sind dies die mit

1. rein flüssigem Pigment: rot, orange, gelb, violett, blau (Taf. I, Fig. 4, 8);
2. flüssiger, gefärbter Grundmasse, in der Pigmentkörner von (stets?) anderer Färbung liegen, und zwar
   a) sepiabraune, wenn die Grundmasse gelb (Taf. I, Fig. 1, 2),
   b) rotbraune bis braunviolette, wenn die Grundmasse rötlich-gelb (Taf. I, Fig. 3) ist;
3. rein körnigem Pigment: gelb, weißgelb, weiß (stark lichtbrechend, opak; Taf. I, Fig. 4, 5).

Ich glaube, daß auch die noch fehlenden Pigmente andrer Farben sich leicht in dies Schema einreihen lassen werden. Natürlich verkenne ich die Mängel dieser Einteilung nicht, deren größter der zu sein scheint, daß es Chromatophoren gibt, in denen Pigmente aus verschiedenen Gruppen vereinigt sind. Das ist z. B. bei *Praunus flexuosus* der Fall, in dessen meisten Chromatophoren wir Pigment der Art 2a vorfinden[1] (KEEBLE und GAMBLE 1905 p. 303: ». . . 1. a large amount of a brown pigment . . ., and 2. a smaller quantity of a substance bright yellow or white by reflected, but greyish by transmitted light«). Eine andersartige Mischung fand ich z. B. bei *Siriella armata*; dort bestehen die Lateralchromatophoren aus gelb-körnigen und rot-flüssigen Abteilun-

[1] S. Taf. III, Fig. 12. Die Grundmasse ist fast vollständig durch die Maximalexpansion des braunschwarzen Pigments verdeckt; die weißen Stränge werden von dem gelblichweißen opaken Pigment gebildet.

gen (Taf. 1, Fig. 6). Kombinationen der zweiten Gruppe mit der dritten, also Körnerpigment in gefärbter Grundmasse + reinkörnigem Pigment habe ich bei den mir zur Verfügung stehenden Formen nie angetroffen. Ich halte das Vorkommen dieser kombinierten Chromatophoren nicht für einen Gegenbeweis der Richtigkeit meiner Gruppierung; denn wir werden sehen, daß die verschiedenen Pigmente in getrennten Abteilungen liegen (»compartments« nennen sie KEEBLE und GAMBLE), und daß die Verschiebungen der einzelnen Komponenten in ganz streng gesonderten Bahnen verlaufen. Somit wird kein Pigment durch das andre gehindert oder irgendwie beeinflußt, und seine Reaktionsweise ist die gleiche, wie wir sie bei demselben Pigment vorfinden, wenn es allein vorkommt.

Hervorzuheben sind die nahen Beziehungen zwischen der zweiten und der dritten Gruppe. Es werden sich bei genauem Studium möglichst vieler Formen sicherlich noch manche Übergänge finden, die durch steigende Verminderung der Grundmasse entstanden sein können (wenn man die flüssigen Pigmente als die ursprünglicheren ansieht). So hatte z. B. ein *Bopyrus* ein schwarzbraunes, körniges Pigment, bei dem nur an ganz vereinzelten Stellen eine hellgelbe Grundmasse deutlich zu erkennen war; noch seltener zeigen die Chromatophoren von *Crangon vulgaris* die orangegelbe Grundmasse, und auch da erscheint es oft fraglich, ob man es nicht eher mit besonderen Strängen dieses Pigments zu tun hat.

Bevor wir auf die einzelnen Pigmente eingehen, scheint es angebracht, die Anordnung der Chromatophoren nach KEEBLE und GAMBLE kurz zu skizzieren. Durch vergleichende Studien an einer großen Menge verschiedener Formen (Mysideen und Decapoden, sowie Larvenformen beider Gruppen) suchten die englischen Forscher zu einer einheitlichen Auffassung der so kompliziert sich darbietenden Erscheinung zu gelangen. Ihre Erfolge in dieser Hinsicht lassen sich kurz so zusammenfassen: Es gibt ein primäres und ein sekundäres Chromatophorensystem. Das primäre ist u. a. charakterisiert durch streng segmentale Anordnung und geringe Zahl der Chromatophoren. Es läßt sich als aus drei regelmäßig wiederkehrenden Gruppen bestehend auffassen, der neuralen, der visceralen und der caudalen (»on the upper surface of the tail« d. h. des Abdomens); dazu tritt dann noch eine accessorische Gruppe, der die Chromatophoren der Augenstiele, der Antennen, der Brutlamellen und sonstiger Anhänge zugehören. Bei den Mysideen (mit Ausnahme einiger typischen Tiefseeformen) spielt dies primäre System die Hauptrolle. In ähnlicher Ausbildung zeigen es die Larven-

formen der Decapoden, die z. B. auf dem Mysisstadium durchaus das typische Chromatophorensystem der Mysideen besitzen. Nach und nach entwickelt sich aber über diesem primären System ein andres, das sekundäre, das sehr bald jenes erste an Bedeutung weit überragt. Seine Haupteigenschaften sind, verglichen mit dem primären, negativer Art: die Verteilung der einzelnen Chromatophoren ist nicht segmental, sie finden sich vielmehr in großer Zahl über die ganze Oberfläche zerstreut; sie bilden minder reichlich verzweigte Fortsätze usw. Diesem sekundären System ist bei den Decapoden die Färbung der erwachsenen Tiere zuzuschreiben; wenn das primäre auch noch weiter existiert, so ist es doch vollkommen bedeutungslos, da die Zentren in die Tiefe gerückt sind und von denen des sekundären überlagert werden.

Diese Anschauungen kann ich bestätigen; nur sind Abweichungen geringfügiger Art zu konstatieren, wie z. B. besonders an den lichtbrechenden Chromatophoren von *Leander treillanus* die segmental streng spiegelbildliche Anordnung auffallend ist. Das Material, das mir für meine Untersuchungen zur Verfügung stand, bestand der Hauptsache nach aus Decapoden und Mysideen. Von den ersteren waren es *Leander treillanus* (Risso), *Pandalus annulicornis* Leach., *Palaemon squilla* L. und *Crangon vulgaris* Fabr.; Mysideen: *Siriella armata* M. Edw., *S. jaltensis* Czern., *S. clausi* G. O. S., *Praunus flexuosus* Müll. (= *Macromysis flexuosa* Norm.), *Pr. inermis* Rathke (= *Mysis inermis*), *Mysis lamornae* Couch. und *Mysidopsis gibbosa* G. O. S. Dazu kamen ein paar Caprellen und ein *Bopyrus*-Weibchen (*B. squillarum* Latr.) in der Kiemenhöhle eines *Leander*.

Bei diesen Formen treten die Pigmente der drei Gruppen nun in verschiedener Weise auf. Schon bei nahe verwandten Formen finden wir weitgehende Unterschiede. Bei den Decapoden ist die Einheitlichkeit noch am größten, wenngleich z. B. bei *Pandalus* die opaken Chromatophoren der 3. Gruppe vollständig fehlen, die bei *Crangon* und *Leander* in beträchtlicher Anzahl zu finden sind. Bei den Mysideen ist die Übereinstimmung geringer, doch ließen sich bei Vergleichung vieler Formen vielleicht gewisse Reihen aufstellen. Die Angaben in der Literatur genügen allerdings nicht dazu, und da auch konserviertes Material wegen der Unbeständigkeit der Pigmente untauglich ist[1], kann nur das Studium lebender Formen an Ort und Stelle brauchbare Unterlagen liefern. An den mir bekannten Formen liegen die Verhältnisse so: *Praunus* besitzt Chromatophoren, die aus Pigmenten der

[1] Alkoholbeständig ist nur das sepiabraune Pigment der Gruppe 2 a!

2. und 3. Gruppe kombiniert sind, während rein flüssige vollkommen fehlen; bei den Siriellen sind die Chromatophoren des Bauchmarks (wenn vorhanden) der 2. Gruppe zugehörig, die der Flanken des Abdomens aber rein flüssig oder aus rein flüssigen und rein körnigen Pigmenten zusammengesetzt. Ganz zarte Formen wie *Siriella clausi* oder *Mysis lamornae* weisen nur rein flüssige Chromatophoren auf.

Diese flüssigen Pigmente der ersten Gruppe machen nur bei schwächeren Vergrößerungen den Eindruck völliger Homogeneität. Mit Hilfe starker Systeme erkennt man deutlich mancherlei Granulationen, die unregelmäßig verteilt sind. Oft löst sich auch das scheinbar Flüssige in eine dichte Ansammlung feinster Tröpfchen auf; solche Stellen findet man vor allem in den letzten Ausläufern, wo das Pigment in dünnster Schicht liegt. Andre Beobachter gewannen allerdings eine andre Ansicht von der Natur des Pigments. So hat DOFLEIN (1910) von dem gelben, wenn es in ganz feiner Verteilung vorhanden ist, »vollkommen den Eindruck eines feinen Pulvers«. Nur sind die kleinen Partikel, in denen es auftritt, »durchscheinend und vielfach selbst vollkommen durchsichtig«, was doch wohl eher für die Tröpfchennatur der die Partikel aufbauenden Teilchen spricht. Die Substanz der roten Chromatophoren ist nach ihm »flüssig, aber von großer Viskosität«, das lichtbrechende Pigment schließlich ist noch weniger flüssig als das rote. Diese abweichenden Anschauungen sind aber wohl auf die Schwierigkeit der Beobachtung (DOFLEIN untersuchte die Chromatophoren von *Leander*) zurückzuführen; an Mysideen (*Mysis lamornae, Siriella clausi*) erhält man unvergleichlich schönere Bilder, aus denen man die Natur der Pigmente sehr viel leichter erkennen kann.

Die flüssige Grundmasse der Pigmente der zweiten Gruppe macht denselben Eindruck wie die eben beschriebenen rein flüssigen Pigmente überhaupt. Nur ist sie seltener so in einzelne Tröpfchen aufzulösen; es scheint das Protoplasma viel gleichmäßiger durchgefärbt zu sein. Hiermit hängt wohl auch zusammen, daß die Granulierung weniger deutlich zu erkennen ist; es bedarf schon sehr günstiger Stellen, sie nachweisen zu können. Um so auffallender sind die Pigmentkörner, die relativ sehr viel größer sind und gar nicht mit den Granulis verwechselt werden können. Sie sind vollkommen rund; ihre Farbe ist schwer zu bestimmen. Sie besitzen in der Grundmasse eine eigne Beweglichkeit, über die im Abschnitt 3b Näheres berichtet werden soll.

Die Pigmente der dritten Gruppe schließlich zeichnen sich durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus. Sie sind unter sich sehr nahe verwandt; unter gewissen Umständen, z. B. bei der Blendung der

Garneelen, wandelt sich das vorher gelbe sehr bald in weiß um (vgl. II, 2a). Wir finden es als steten Komponenten der Dorsalchromatophoren von *Praunus flexuosus* und zwar in sehr verschiedener Ausbildung. Es schwankt individuell nicht nur in der Farbe, die auch hier von gelb nach weiß wechselt, sondern auch in der Menge und der Art der Ramifikationen. Es fehlt gänzlich bei *Pandalus annulicornis*, während es bei *Leander* und noch mehr bei *Crangon* in ziemlichen Mengen auftritt. Die Chromatophoren eines *Stenorhynchus phalangium* Penn. enthielten nur derartiges Pigment. Zu bemerken ist noch, daß bei den Garneelen das weiße Pigment fast stets mit rotem flüssigem vergesellschaftet ist, welch letzteres dann gewöhnlich in Form eines Centralklümpchens dem weißen aufliegt.

Über die Natur der Pigmente sind wir noch fast gänzlich im Unklaren. Wir wissen, daß es sich bei den flüssigen um Lipochrome handelt, die sehr nahe miteinander verwandt sein müssen (vgl. von Fürth 1903), wie die auch hier zu erzielenden Umfärbungen ergeben. Ich erzielte sie bei auffallend roten *Pandalus* auf hellem Sandboden: nach längerer Zeit nehmen die Tiere eine viel mattere Farbe an; die mikroskopische Untersuchung ergab einen starken Rückgang des vorher in ungewöhnlichen Mengen vorhandenen roten Pigments, während das Hauptpigment nun gelbes war. Es war deutlich festzustellen, daß die Verminderung des roten nicht etwa nur auf Kontraktion beruhte, sondern daß es tatsächlich an Menge zurückgegangen war, wie die experimentell bewirkte Totalexpansion ergab. Ob sich allerdings das gelbe auf Kosten des roten vermehrt oder ob die Produktion des letzteren mangels der notwendigen Reize einfach aufgehört habe, dürfte nur schwer zu entscheiden sein.

In der Beurteilung der Tätigkeit der Pigmentzellen spielt das blaue Pigment eine große Rolle. Dies Pigment scheint dem größten Wechsel zu unterliegen und bietet in den verschiedenen Stadien seiner Bildung ein verschiedenes Aussehen. Es kommt sowohl in den Chromatophoren wie diffus in dem umliegenden Gewebe vor (Taf. I, Fig. 3; vgl. auch Doflein 1910, Fig. 18 u. 24). Seine Produktion, die bei den Decapoden hauptsächlich in die Nachtzeit fällt, ist ebenso eigenartig wie sein allmähliches Verschwinden bei geblendeten Tieren. Auf Grund ihrer Beobachtungen unter den verschiedensten Verhältnissen bei *Hippolyte* kommen Keeble und Gamble (1904, p. 338 ff.) zu der Anschauung, "that the blue pigment of *Hippolyte* is a derivative of the red and yellow pigments periodically discharged from the chromatophore-centres and gradually destroyed or changed in the body of the animal".

Sie deuten es rein als Stoffwechselprodukt, was noch dadurch wahrscheinlicher gemacht wird, als es mit Ausnahme bei grünen *Hippolyte* gar keine Schutzfunktion ausübt: "blueness on dark nights at sea confers no advantages". Und wo es gebraucht wird, tritt es nicht auf oder doch nicht in der notwendigen Menge: "It is with the greatest difficulty that a brown *Hippolyte* can be induced, even after weeks of enforced sojourning on *Zostera*, to make any show of greenness." Auch an *Palaemon* stellen sie die Produktion des blauen Pigments durch das rote und gelbe fest; es tritt sodann in die umliegenden Gewebe ein, in denen es nach kurzer Zeit verschwindet. Nachts wird mehr blau gebildet als am Tage.

Diese Anschauung übernimmt Doflein (1910, S. 30f.); seine dort ausgeführte Theorie findet sich schon bei den englischen Forschern in fast derselben Form (1904, S. 339). Daß die blaue Farbe nur bei massenhafter Produktion sichtbar werden soll, weil eben nur dann das Minus der Zerstörung überwunden wird, scheint annehmbar zu sein; doch stellen sich noch manche Schwierigkeiten der allgemeinen Gültigkeit der Theorie für alle höheren Decapoden in den Weg. Bei *Pandalus annulicornis* finden wir unter keinen Umständen blaues Pigment: sollte es auch unter den günstigsten Bedingungen (Dunkelheit) nur in so geringen Mengen ausgebildet werden, daß es in statu nascendi auch schon wieder gänzlich zerstört wird? Und noch eine Ausnahme müssen wir machen; es gibt bei *Leander* Körperstellen, wo blaues Pigment stets zu finden ist, auch tags, auf hellem Boden: an den Scheren. Und das ohne gelbe oder rote Chromatophoren! Es tritt im letzten Scherenglied am dichtesten auf, ist diffus im Gewebe verteilt, aber mit getreuer Anlehnung an die Blutbahnen (wie am lebenden Tier deutlich zu konstatieren) und bleibt hier am längsten nach der Blendung bestehen. Bei jungen, noch nicht ausgewachsenen Tieren fand ich es am häufigsten.

Von einer allgemein gültigen Deutung der Chromatophoren sind wir noch weit entfernt. Vielleicht hilft eine genaue Kenntnis der Lebenserscheinungen und Lebensbedingungen der Decapoden zur Erkenntnis. Unbedingt erforderlich ist aber ein vergleichendes Studium möglichst zahlreicher Formen. Dofleins Anschauung von der Bildung des blauen Pigments unter der Mitwirkung des Lichtes stützt sich z. B. mit auf die Tatsache, daß in den Chromatophoren echter Tiefseegarneelen nur rotes Pigment enthalten ist (Doflein 1910, S. 29); diese Tatsache verliert aber wesentlich an Bedeutung, wenn wir Formen der Flachsee kennen lernen, die ebenfalls nur rotes bzw. gelbes Pigment besitzen, wie z. B. *Pandalus annulicornis*.

Auch ist bei der Entstehung des blauen Pigments in den roten und gelben Chromatophoren von *Leander* nicht das Licht an sich die Hauptsache, sondern die Perception des Lichtes durch das Auge ist ebenso wichtig, wie Versuche mit geblendeten Tieren lehren.

2. Die Stadien der Pigmentbewegung.

Sämtliche Autoren bezeichnen stets nur zwei Zustände, in denen die Chromatophoren zu beobachten sind: als expandierte und als kontrahierte Chromatophoren[1]. Zwischen diesen beiden Zuständen sollen sich dann die Vorgänge abspielen, deren Resultat die allmähliche Herbeiführung des jeweils andern Zustandes ist.

Im Verlauf meiner Untersuchungen kam ich aber zu der Überzeugung, daß diese Anschauung nicht genau den Tatsachen entspricht, und viele übereinstimmende Beobachtungen veranlaßten mich, diese ungenauen Ausdrücke, denen eine falsche Anschauung zugrunde lag, zu berichtigen. Es hat sich immer wieder herausgestellt, daß außer den beiden Stadien des expandierten und des kontrahierten Pigments noch ein drittes auftritt, das als ziemlich genau charakterisierte Zwischenstufe gelten kann. Diese Zwischenstufe ist so häufig, daß ich sie als Normalstadium bezeichnet habe. Wir hätten also drei Stadien:

I. Maximalkontraktion.
II. Normalstadium.
III. Maximalexpansion.

Bei dieser Bezeichnung läßt sich eine viel genauere Festlegung des jeweiligen Pigmentstandes ermöglichen, als es die frühere erlaubte. Das scheint mir deshalb wichtig zu sein, weil in der Literatur oftmals von »teils ausgedehnten Chromatophoren« und von »zum Teil kontrahiertem Pigment« berichtet wird, wobei die Vorstellung immer unklar bleiben muß. Da die drei Stadien sich an allen Chromatophoren beobachten lassen, folge eine kurze Charakterisierung.

Stadium I, die völlige Kontraktion des Pigments, kann man, wenn man es an sämtlichen Chromatophoren hervorrufen will, im Laboratorium nur vermittelst besonderer Bedingungen erzwingen. Eine oder die andre Chromatophore zeigt es wohl an jedem Tier, wenn man es aus dem im diffusen Tageslicht stehenden Aquarium nimmt. Ich beobachtete es dann oft z. B. an den gelbroten Chromatophoren der

[1] Der Kürze halber wird diese Ausdrucksweise auch von solchen Forschern gebraucht, welche die Anschauung von der Formbeständigkeit der Chromatophoren vertreten und die Farbenänderungen auf Körnchenströmung zurückführen (Keeble und Gamble, Franz, Doflein).

Uropoden von *Palaemon* und *Leander*, ebenso an *Pandalus*; sehr viel seltener an Mysideen, wo es dann fast immer kleine Chromatophoren des Telsons oder der Antennen waren. Bei der Maximalkontraktion ist alles Pigment auf einen dichten Klumpen zusammengeballt; es finden sich keinerlei Farbstoffteilchen mehr außerhalb an Stellen, wo vorher die Ausläufer gewesen waren (Textfig. 1 *b*, S. 23). Die Chromatophoren zeigen sich als meist etwas unregelmäßig begrenzte Massenanhäufungen, deren Gestalt nach der Natur der Pigmente verschieden ist: im großen und ganzen rundlich bei den flüssigen, elliptisch bei den gemischten und meist sehr unregelmäßig, mit allerlei Zacken und Strahlen, bei den rein körnigen. Letztere habe ich nie vollkommen geballt gesehen.

Nimmt man Mysideen bei diffusem Tageslicht aus dem Aquarium, so trifft man die Chromatophoren durchweg auf Stadium II: das Pigment ist zum größten Teil kontrahiert und bildet einen dichten Centralklumpen, der Rest bringt viele Ausläufer bis weit hinaus deutlich zur Anschauung. Größere Mengen des Farbstoffes liegen an den Verzweigungsstellen der Chromorhizen: ebenso deutlich sind die bäumchenartigen Endverbreiterungen zu erkennen, in denen große Mengen von Pigmentkörnchen liegen (Textfig. 2, S. 24). Ähnlich erscheinen auch die Chromatophoren der andern Gruppen auf diesem Stadium; nur liegen die Verhältnisse nicht ganz so klar, namentlich nicht bei den kleinen Chromatophoren, die auch bei der stärksten Expansion nur zwei bis drei Ausläufer zeigen. Am meisten Ähnlichkeit mit den zuerst beschriebenen Chromatophoren der zweiten Gruppe zeigen die der dritten: auch hier Reihen von Pigmentkörnchen, Anhäufungen an den Abzweigungen und in den Endplatten. Weniger deutlich ist das Stadium II bei der ersten Gruppe zu erkennen, da hier die ausgebildeten Endbäume fehlen. — Das blaue klumpige Pigment der Decapoden habe ich nie so genau in allen Stadien beobachten können, um eine eingehende Beschreibung des zweiten Stadiums liefern zu können; einmal weil die Decapoden für starke Systeme überhaupt ungeeignete Objekte sind, und dann, weil gerade das Blau nie in einzelnen isolierten Chromatophoren aufzutreten scheint, so daß eine so sehr ins Einzelne gehende Beobachtung durch darüberliegende Chromorhizen andrer Chromatophoren unmöglich gemacht wird.

Von Stadium II aus führen die mannigfachsten Ursachen das Stadium III herbei. Dunkler Untergrund bei Bodenformen, dunkle Umgebung bei Schwimmformen, vor allen Dingen aber helle, allseitige Beleuchtung bringen das Pigment zur Expansion, bis die Maximal-

ausbreitung erreicht ist. Die Chromorhizen sind nun dicht pigmentiert; wo auf Stadium II nur ihre Grenzen durch dünne Pigmentreihen markiert waren, finden wir jetzt den Abstand zwischen ihnen zu breiten Pigmentbändern ausgefüllt. Die Endlamellen sind so stark mit Pigment gefüllt, daß sie ganz die Farbe des Centralklumpens haben. (Daß aber jemals alles Pigment in die Ausläufer wandern sollte, "leaving the centre colourless", wie es Keeble und Gamble behaupten, halte ich für einen Irrtum. Der äußerste Fall ist der, daß der Centralklumpen an Masse gegenüber stark entwickelten Chromorhizen sehr zurücktreten kann, etwa derart, wie es die Fig. 12 bei Doflein [1910] zeigt.) So hat das Tier die extremste Farbenänderung, die ihm überhaupt möglich ist, erlangt. *Praunus* wird dunkelbraun (Taf. III, Fig. 12 zeigt eine Dorsalchromatophore von *Praunus flexuosus* in Maximalexpansion; hier ist das Centrum trotz stärkster Färbung der Chromorhizen nicht im geringsten aufgehellt oder entfärbt), *Siriella clausi* rötlich, *Pandalus* auffallend rot, *Leander* und *Palaemon* dunkel sandfarbig.

Zwischen II und III spielen sich nun die meisten Pigmentbewegungen ab; bei Tieren in der Gefangenschaft wohl alle, abgesehen von erzwungenen Fällen. Der Spielraum genügt vollständig für alle die Reaktionen, die normale Änderungen der Bedingungen hervorrufen. Daß Stadium II zeitlich und funktionell nicht so genau festzulegen ist wie Stadium I und III, ist ja ohne weiteres klar; denn es ist seiner Natur nach ein Übergangsstadium. Sein sicherstes Kennzeichen ist, daß die Chromorhizen durch Pigmentbesetzung schon erkennbar sind; d. h. nur mikroskopisch, denn dem unbewaffneten Auge scheint das Pigment kontrahiert, das Tier also hell (durchsichtig) zu sein.

3. Die Bewegungserscheinungen innerhalb der Chromatophoren.

Die Bewegungserscheinungen innerhalb der Chromatophoren, durch die der Farbenwechsel bedingt wird, zeigen bei allen von mir beobachteten Fällen den prinzipiell gleichen Verlauf. Es machen sich je nach der Gruppenzugehörigkeit geringe Verschiedenheiten bemerkbar, die sich aus der verschiedenen Natur der Pigmente erklären; innerhalb der Gruppen aber habe ich durchweg völlige Gleichartigkeit der Motionsvorgänge konstatieren können. Nur die Natur der Pigmente bestimmt die Modifikation, in der sich uns der Expansions- und Kontraktionsmechanismus darstellt; die systematische Zugehörigkeit dagegen hat auf ihn gar keinen Einfluß. — Meine Beobachtungen ergaben erst dann klare Resultate, als ich an besonders geeigneten Objekten die Grundlinien erkannt hatte, nach denen die Bewegungen sich vollziehen.

Als solche Objekte erwiesen sich die Mysideen, besonders *Praunus flexuosus*, an dessen Chromatophoren (Gruppe 2a) die feinsten Einzelheiten mit überraschender Klarheit zu beobachten sind. Es ist deshalb angebracht, mit der Schilderung dieser interessanten und besonders deutlichen Verhältnisse zu beginnen und anschließend die Chromatophoren der andern Gruppen unter steter Bezugnahme auf diese Befunde vorzunehmen.

a. Untersuchungsmethode.

Die Beobachtungen sind nur an lebendem Material anzustellen; ich untersuchte daher die Tiere in einer feuchten Kammer, die ich mir aus den gewöhnlichen ausgeschliffenen Glasklötzchen durch Eindeckelung mit einem großen Deckgläschen herstellte. Man hat nun die Möglichkeit, mit den stärksten Immersionssystemen zu untersuchen (und ohne deren Anwendung kommt man nicht aus), wenn man das Untersuchungstier in einem Tropfen Seewasser mit der Seitenfläche auf die spätere Unterseite des Deckgläschens bringt und dieses dann mit Wachs auf den Rändern des Glasklötzchens befestigt. Auf diese Weise wirkt dann die cylindrische Gestalt des Abdomens, das für die Untersuchungen am meisten in Betracht kommt, am wenigsten störend; die Kontaktfläche ist trotz der Spindelform des Tieres sehr groß. Mit dieser Methode untersuchte ich alle lebenden Mysideen, ebenso amputierte Stücke von Decapoden.

Die Tiere lagen ziemlich ruhig, sobald sie erst ein wenig ermattet waren; doch kam es häufig genug vor, daß sie die schönsten Beobachtungen durch plötzliche Bewegungen nach längeren Pausen störten. Besonders ungebärdig waren die großen Tiere, zumal *Praunus*. Hier trat auch oft der Übelstand ein, daß die Tiere durch ihre Schnellbewegungen das Wasser, von dem man ihnen doch eine größere Menge mitgeben muß, auf der ganzen Unterseite des Deckglases umherwischten; es dringt dann zwischen Deckglas und Glasklotz ein und lockert die feste Verbindung, sodaß die Anwendung der Immersion unmöglich wird.

Was die Untersuchungen sehr erschwert und in die Länge zieht, ist die große Hinfälligkeit der Tiere. Oft sind sie, bis man das Präparat fertig hat, schon stark ermattet, und es tritt die bekannte milchige Trübung des sonst fast glashellen Inneren ein: dann tut man besser, ein neues Exemplar zu nehmen und das erste in gut durchlüftetes Wasser zu bringen. Während der Untersuchung selbst sind die Tiere in der geringen Wassermenge ohne genügenden Sauerstoff der beträcht-

lichen Erwärmung durch Gaslampe, Schusterkugel und Kondensor ausgesetzt, so daß es nicht verwunderlich erscheint, daß sich die zarteren Formen (*Siriella*) schon nach kurzen Untersuchungen von wenigen (5—7) Minuten nicht mehr erholen und fast stets eingehen. Sehr widerstandsfähig im Vergleich dazu sind die großen *Praunus*. Unter Umständen erholen sie sich sogar noch nach Untersuchungen von 10—15 Minuten Dauer, wenn sie in kühles, gut durchlüftetes Wasser gebracht werden. Sie sind dann schon ganz opak und sinken regungslos zu Boden, bis nach und nach die Außenäste der Thorakalgliedmaßen wieder zu schlagen beginnen; zugleich klärt sich das Tier allmählich auf und nach etwa einer halben Stunde schwimmt es munter unter den andern umher, kenntlich nur noch an der geringen Trübung des Abdomens. Öfter als wünschenswert aber gehen die Tiere doch ein; dann sind es wohl meist Exemplare, die kurz vor oder nach der Häutung standen. —

Ein glücklicher Umstand ist den Beobachtungen der Bewegungsvorgänge günstig: auf starke Lichtreize reagieren die Chromatophoren durch Ausbreitung des Pigments[1] (JOURDAIN 1878, KEEBLE und GAMBLE 1900, 1904). Es ist das ein Reflex der Chromatophore; denn bei längerer Einwirkung des Reizes kontrahiert sich das Pigment wieder, und dass helle Umgebung Kontraktion bewirkt, ist experimentell von POUCHET, KEEBLE und GAMBLE, MINKIEWICZ u. a. festgestellt. Gelegentlich seiner *Hippolyte*-Studie (1908, S. 923) vertritt letzterer die Meinung: «La tendance primitive de tous les pigments est à s'élargir.» Ob er hier wirklich alle Pigmente oder nur alle Krusterpigmente meint, geht aus dem Zusammenhang nicht klar hervor; aber ähnliches berichten z. B. BIEDERMANN und STEINACH von Amphibien-, FRANZ von Fischchromatophoren. Denn letzterer beobachtete (1908, S. 548) Maximalexpansion der Chromatophoren, »wenn man eine Fischlarve im ausgehöhlten Objektträger unter dem Deckglas dem Erstickungstode nahe bringt.« Er stellt hier allerdings die Expansion als Folge des Sauerstoffmangels hin; vielleicht ist aber auch hier eine direkte Lichtwirkung anzunehmen, obwohl FRANZ nicht sagt, ob er diese Präparate auf dem Objekttisch stärkerer Beleuchtung ausgesetzt hat. Bei den Krustern ist der Sauerstoffmangel bedeutungslos; ihre Chromatophoren reagieren auf grelles Licht immer durch Expansion. Die Chromatophoren amputierter Teile reagieren in derselben Weise; da hier

[1] Es scheint dies aber nicht von allen Krusterchromatophoren zu gelten: BAUER (1905) fand die Chromatophoren von *Idothea* unempfindlich gegen direkte Belichtung.

die Regulation durch die Augen wegfällt, tritt auch keine sekundäre Kontraktion ein, wie sie am lebenden Organismus zu beobachten ist.

b. Die feineren Vorgänge bei der Pigmentwanderung.

Um nun mit der Beobachtung der Bewegungsvorgänge möglichst bei deren erstem Auftreten zu beginnen, mußte ich zunächst die Chromatophoren, die sich bei den Tieren durchweg auf dem Stadium II befanden, zur Maximalkontraktion bringen. Zu diesem Zweck brachte ich sie in ein weißes Porzellangefäß, in dem die Kontraktion am schnellsten erfolgte; je nach dem vorhergehenden Expansionsgrade dauerte es $^1/_4$—1 Stunde. Bringt man sodann die Tiere als Präparat unter das Mikroskop, so beobachtet man bei mittlerer Vergrößerung, wie an der elliptischen, vorher vollkommen glattrandigen Peripherie einer Chromatophore allmählich Hervorragungen entstehen, die bald stärker werden, unter Bildung von allerlei Verästelungen und Verzweigungen weiter und weiter wachsen und schließlich lamellenförmige Endplatten bilden. Bei genauerem Zusehen bemerkt man auch, daß die Chromorhizen nicht sogleich von dem dunkelbraunen Körnchenpigment gebildet werden, sondern daß sie erst von der gelben, flüssigen Grundmasse angelegt werden; im weiteren Verlauf der Bewegung strömen dann die Körnchen langsam hinein. Die Bildung der Endplatten läßt sich ebenso schon lange Zeit vor der endgültigen Pigmentierung beobachten: erst schwach gelblich scheinend mit sehr undeutlichen Konturen, werden sie bald dunkler gelb und scharf gegen die umgebende Hypodermis begrenzt, und dann rückt auf den Chromorhizen das eigentliche Pigment in großen Mengen heran, um sich in den Endbäumchen auszubreiten (Taf. I, Fig. 2 u. 3). Schon während der Expansion der Grundmasse vom Centralklumpen aus (in dem von ihr wegen der überaus dichten Pigmentanhäufung keine Spur zu erkennen ist), differenziert sich in ihr ein eigentümliches System von hellen, stark lichtbrechenden Strängen, die ich Achsenstränge nennen will. Sie laufen in der Längsrichtung der Chromorhizen bis in die Endverzweigungen; ihr Ursprung liegt zumeist an der Austrittsstelle jener aus dem Centralklumpen. Mit der Stärke der Chromorhizen nimmt die Zahl der Achsenstränge in ihr ab: in besonders breiten kann man sieben und mehr erkennen, gegen Ende sind nur noch ein oder zwei vorhanden. Häufig treten Abzweigungen auf, zumal an den Verästelungen der Chromorhizen. Ihre Abstände wechseln oft, ebenso auch die Höhen: man kann vielfache Kreuzungen in verschiedenen Niveaus feststellen. Bei all dieser Mannigfaltigkeit bleibt aber ihre einmal eingenommene

Lage durchaus die gleiche, und dieser Umstand läßt den Gedanken an eine Art Stützskelet auftauchen. Doch soll die theoretische Erörterung in späterem Zusammenhange folgen (Abschnitt c, S. 32). —

Die Meinungen über den Mechanismus der Chromatophoren- bzw. Pigmentbewegung sind noch heute geteilt. Da FRANZ (1908) in knappen Zügen die Situation vom allgemeineren Standpunkt aus unter Nachweis der Literatur dargelegt hat, kann ich mich hier mit einem Hinweis darauf begnügen und die Frage gleich in bezug auf unsren speziellen Fall, die Krusterchromatophoren, behandeln und zwar unter Berücksichtigung der Arbeiten, die nach der FRANZschen Zusammenstellung erschienen sind. Die ältere Theorie nahm eine aktive, amöboide Bewegung der ganzen Chromatophore an, die neuere dagegen spricht sich dahin aus, daß die Chromatophore ein starres, unveränderliches Gebilde ist und daß sämtliche Pigmentverschiebungen innerhalb dieser von festen Wandungen umgebenen Zellen oder Zellkomplexe auf intracelluläre Strömungen zurückzuführen sind.

Diese letztere Ansicht gewinnt mehr und mehr an Boden. Wie die ganze Chromatophorenforschung bei den Wirbeltieren anfing, so beschäftigten sich auch die Untersuchungen speziell über den Mechanismus auch zuerst mit den Chromatophoren der Reptilien, besonders aber der Amphibien und Fische, und gerade die Untersuchungen an Fröschen haben wohl erwiesen, daß es sich einzig um Pigmentwanderungen handelt, während die Chromatophore selbst unter allen Umständen ihre Form beibehält. KAHN und LIEBEN (1907) sprechen sich zuletzt in entscheidender Weise sogar für Eigenbewegung der Pigmentkörnchen[1] unter Formbeständigkeit der Chromatophore aus. Sie fügen ihrer Arbeit eine Anzahl von Photographien bei, die unzweifelhaft beweisen, daß das Pigment nach der Ballung bei der folgenden Expansion in dieselben Chromorhizen strömt. Allerdings führt in einer neueren Arbeit WINKLER (1910) Beobachtungen an, aus denen nach ihm hervorgeht, »daß die Pigmentzellen sich wirklich . . . ändern« — freilich unter ganz abnormalen Bedingungen: nämlich bei Faradisierung und Röntgenbestrahlung soll Ballung, bei Galvanisierung Expansion unter Neubildung von Pseudopodien erfolgen. Auch hat er deutlich die Konturen dieser neuen Pseudopodien nach Rückkehr des Pigments erkennen können. Die Richtigkeit dieser Beobachtungen vorausgesetzt, haben wir es hier vielleicht mit einer pathologischen Erscheinung infolge der unnatürlichen Eingriffe zu tun, und für normale Reaktionen auf Be-

[1] Ähnlich K. C. SCHNEIDER (1905).

dingungsänderungen, die sich innerhalb natürlicher Grenzen halten, können wir die intracellulären Strömungen als Grundlagen für die Farbwechselerscheinungen annehmen. Soweit ist die Sachlage bis jetzt geklärt, wenn auch die Kenntnis von der Natur der Motionsvorgänge in den Chromatophoren noch nicht allgemein verbreitet ist[1].

Auch bei den Krusterchromatophoren stehen von vornherein dieselben Möglichkeiten als gleich wahrscheinlich da: amöboide Beweglichkeit der Chromatophoren (mit aktiver Wanderung in der extremsten, Pseudopodienbildung in der gemäßigteren Anschauung) oder Formbeständigkeit des Körpers mit sämtlichen Chromorhizen, verbunden mit lebhafter Plasmaströmung und dadurch bedingtem Pigmenttransport oder gar aktiver Körnchenwanderung? Schließlich war auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß ein ganz andres Prinzip die Pigmentbewegung der Krusterchromatophoren bestimmte; daß hier vielleicht ein Mechanismus vorlag, wie ihn die schönen Untersuchungen von CHUN (1902) für die Bewegungen der Cephalopodenchromatophoren festgestellt haben. Die speziellen Untersuchungen bei den Krustern haben nun ergeben, daß die Ähnlichkeit ihrer Chromatophoren mit denen der Vertebraten weit größer ist, als mit denen der Cephalopoden; um so mehr wurde eine endgültige Entscheidung und Beantwortung der beiden Grundfragen angestrebt. Trotz vieler Arbeiten sind die Anschauungen über den Bewegungsmechanismus heute noch geteilt. Dazu erschwert auch oft die ungenaue Bezeichnung der Autoren ein klares Verständnis; so lassen sich z. B. mit der Bezeichnung »amöboide Beweglichkeit« der Chromatophore zwei grundverschiedene Vorstellungen verknüpfen. So ergeht es dem Leser der älteren Arbeiten von POUCHET, bis er schließlich die Überzeugung gewinnt, daß er sie nur für die Chromorhizen, nicht für die Chromatophore in toto, annimmt.

KEEBLE und GAMBLE (1904, S. 333 f.) bezeichnen die POUCHETsche Ansicht als die "still prevalent view", für die ihre eignen Untersuchungen aber "no direct and convincing evidence" abgeben. Vielmehr gelangen die englischen Forscher zu einer andern Theorie, die sie allerdings nur "with uncertainty and diffidence" vertreten. Neu ist die Theorie allerdings nur für die Krusterchromatophoren: es ist die von den beständigen Ramifikationen, in denen das Pigment von centrifugalen und centripetalen Strömungen bewegt wird: "We, therefore, feel ourselves at liberty to suggest rather that changes in turgidity of the constituent

[1] Vgl. Lehrbuch der Zoologie von CLAUS-GROBBEN (1910); Zool. Wörterbuch von ZIEGLER (1909), Art. Pigment u. a.

cells of the centres effect the expansion into, and contraction from, numerous fine ramifications which arise from the main branch, than that these movements of the pigments are due to the amoeboid movements in the plasma therein." In der nächsten Arbeit wiederholen sie die Ansicht vom beweglichen Pigment (1905, S. 2): "The pigments and the reflecting substance are mobile"; später ist noch einmal (S. 4) die Rede vom Pigment, das durch die Bewegung des Endoplasmas der Chromatophore transportiert wird: "When the chromatophore expands, the endoplasm, carrying its pigments, streams out from the central cell into the branch cell[1]; when the chromatophore contracts, the streaming is reversed." (Beobachtung an *Crangon-Zoea*.) Aus diesen beiden letzten Arbeiten geht hervor, daß sie weiter die Anschauung vertreten: Chromatophoren sind Zellsysteme mit unveränderlichen Membranen, zäherem Ecto- und flüssigem Endoplasma. Sonst könnte die ungenaue Ausdrucksweise in dem Zitat ("when the chromatophore expands" und "contracts") leicht zu falschen Vorstellungen führen. Sie meinen eben nur die Expansion und Kontraktion der Pigmentmasse bzw. des durch sie gekennzeichneten Plasmas, nicht der Chromatophore selbst. Als letzter Forscher, der die Chromatophore für formbeständig hält, wäre hier noch Franz zu nennen, der zuerst (1908) nur für Fische die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen auf Körnchenströmungen zurückgeführt hatte und sich später (1910) bei seinen Untersuchungen an *Pandalus* und *Crangon* dahin entschied (S. 428): »Der Ballungsvorgang der Pigmentzellen beruht auf intracellulären Pigmentströmungen, nicht auf amöboiden Bewegungen.«

Es hat aber auch die Pouchetsche Anschauung noch ihre Anhänger. Fröhlich (1910) gibt über die kontrahierten Chromatophoren von *Palaemon treillanus* an: »Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß dort, wo in der Expansionsphase die Ausläufer der spinnenzellenartigen Chromatophoren sich befunden hatten, nunmehr ein Kanalsystem erscheint und offenbar den verzweigten Hohlräumen entspricht, in welche während der Expansionsphase die Ausläufer der Chromatophoren gewissermaßen hineinkriechen.« Und weiter eine Beschreibung des Expansionsvorganges (S. 436): ». . . die Fortsätze werden weiter und weiter ausgestreckt, sie kriechen in die mit blauen Pünktchen besetzten Kanäle hinein, und das Resultat ist Dunkelfärbung des ganzen Tieres.« Noch etwas andre Anschauungen vertritt R. Minkiewicz (1909). Er unterscheidet bei *Phronima sedentaria* genau die

[1] Näheres über die Histologie in Abschnitt 4, S. 38.

«contraction graduelle des chromatophores», die er an andrer Stelle (1909, S. 12) als die «faculté des mouvements amiboides à la cellule chromatophore» bezeichnet, von der «faculté de changer de place» (S. 13). In der Amöboidbeweglichkeit ist nach ihm der Mechanismus der Ausbreitung und Zusammenziehung der Chromatophoren zu sehen, wie er speziell gegen FRANZ meint. Was nun die »faculté de changer de place» anbelangt, so behauptet sie MINKIEWICZ nur für die Embryogenese; durch Vergleichung vieler Jugendstadien von *Phronima* ist er zu der Anschauung gedrängt worden. Er konstatierte eine äußerst schnelle Vermehrung der Chromatophoren durch Teilung, verbunden mit aktiver Wanderung auf bestimmten Bahnen, die durch das Bauchmark, Muskeln, Darmtractus usw. bezeichnet werden. Beobachtungen auf diesem Gebiete stehen mir leider nicht zur Verfügung; immerhin wäre hier auf eine Arbeit von K. WAGNER (1910) hinzuweisen, dessen Befunde an der Chromatophorenentwicklung bei *Salmo fario* sich in auffallender Weise mit denen von MINKIEWICZ decken. Bei der Entstehung des Farbkleides der Forelle nimmt er ähnliche Vorgänge wahr: rapide Vermehrung der Chromatophoren und aktive Wanderung. Er stellte durch fortgesetzte Beobachtungen fest, daß während der Entwicklungsperiode z. B. an der Afterflosse »die Pigmentzellen nie ihre gegenseitige Stellung innehielten« (S. 12). Und weiter (S. 15): »Als die einfachste Erklärung der Verbreitung der Pigmentzellen in der Rücken- und Schwanzflosse glaube ich das aktive Wandern der Pigmentzellen annehmen zu müssen.« Es ist also leicht möglich, daß auch bei *Phronima* wenigstens in der Entwicklungsperiode ein derartiges Wandern der Chromatophoren statt hat. Allerdings wäre eine Nachprüfung erwünscht; denn es könnten diese Erscheinungen auch anders gedeutet werden. Ich denke an ein Strömen des Pigments von Zelle zu Zelle, wie es in andern Fällen nachgewiesen ist. Zwar, soviel ich weiß, nicht an Krustern, wohl aber an Tritonlarven. EHRMANN (1896) verfolgte die Entwicklung der pigmentbildenden Zellen und fand, daß sich das Pigment an den späteren Medullarfalten anlagert. Im Referat des Biol. Centralblattes (Bd. XIX, S. 204) heißt es: »Diese Pigmentverschiebung geschieht 1. durch Zellteilung, 2. durch Strömung des Farbstoffes von Zelle zu Zelle. Das Pigment ist innerhalb der Zelle linear angeordnet, d. h. die Pigmentkörner stehen in Reihen, welche von einem Zellpol zum andern verlaufen und den Fäden der Filarsubstanz (Mitom) angedrückt erscheinen.« Zweifellos hat diese Anschauung die größere Vorstellungsmöglichkeit für sich; denn die Vorstellung der aktiven Wanderung eines derartig komplizierten Gebildes,

wie es doch schon eine auch noch ganz junge Chromatophore repräsentiert, durch das dichte. Hypodermis- bzw. Kutisgewebe begegnet doch großen Schwierigkeiten. KEEBLE und GAMBLE (1905, p. 5) halten die Vermehrung durch Knospen und Teilung für gegeben: "From one chromatophore, new chromatophores may arise by unequal fission or by budding"; von irgend welcher direkter, aktiver Wanderung sagen sie nichts. Zur Aufklärung sind hier neue Untersuchungen an möglichst jugendlichen Formen sehr vonnöten. Sollte bei ihnen die Vermehrung der Chromatophoren aber wirklich mit aktiver Wanderung verknüpft sein, so wäre das noch kein Beweis, daß bei Erwachsenen die Farbwechselvorgänge auch auf diesem Prinzip beruhen, da wir es hier doch mit ganz andersartigen Erscheinungen zu tun haben. Da ich bei Decapoden, Mysideen und einigen Isopoden die Bewegungserscheinungen an Chromatophoren nur als Pigmentwanderungen erkannt habe, glaube ich auch für *Phronima* das gleiche Prinzip annehmen und den Befund von MINKIEWICZ betreffs der «mouvements amiboides à la cellule chromatophore» als Irrtum erklären zu müssen.

Es findet sich bei ihm übrigens auch die Anschauung von der Pigmentbewegung. So ist in seiner *Hippolyte*-Studie (1908, S. 923) mehrmals die Rede vom «s'élargir» und «se dilater» nicht der Chromatophoren, sondern des Pigments, und auf derselben Seite heißt es: «. . . le pigment s'étale de plus en plus et coule, comme un rhizopode, par les canaux ramifiés des chromatophores complexes de *Hippolyte.*» In der *Phronima*-Arbeit (1909) dagegen ist von einer solchen Pigmentbewegung innerhalb der Chromatophore nirgends die Rede; die Farbwechselerscheinungen werden nur auf Kontraktion und Expansion der Chromatophoren zurückgeführt. So S. 10: «l'étirement et l'allongement des chromatophores», «l'étirement des cellules contractées»; schließlich S. 11 ganz deutlich: «Le cours du phénomène est identique au rétractement relatif des pseudopodes chez les Rhizopodes. Il représente aussi une bonne preuve contre les généralisations de ces histologistes qui ne veulent voir partout que le mouvement indépendant de granules pigmentaires et qui refusent la faculté des mouvements amiboides à la cellule chromatophore, comme l'a fait par exemple tout recemment V. FRANZ (1908).» Hier befindet sich MINKIEWICZ offenbar im Unrecht, und schon FRANZ hat (1910) auf die Fehlerquelle hingewiesen: MINKIEWICZ arbeitete mit gänzlich ungenügenden Vergrößerungen, sodaß ihm die Einzelheiten völlig verborgen bleiben mußten. Nur deswegen konnte er zu der unwahrscheinlichen Annahme kommen, daß bei *Hippolyte* der Farbenwechsel auf Körnchenströmung,

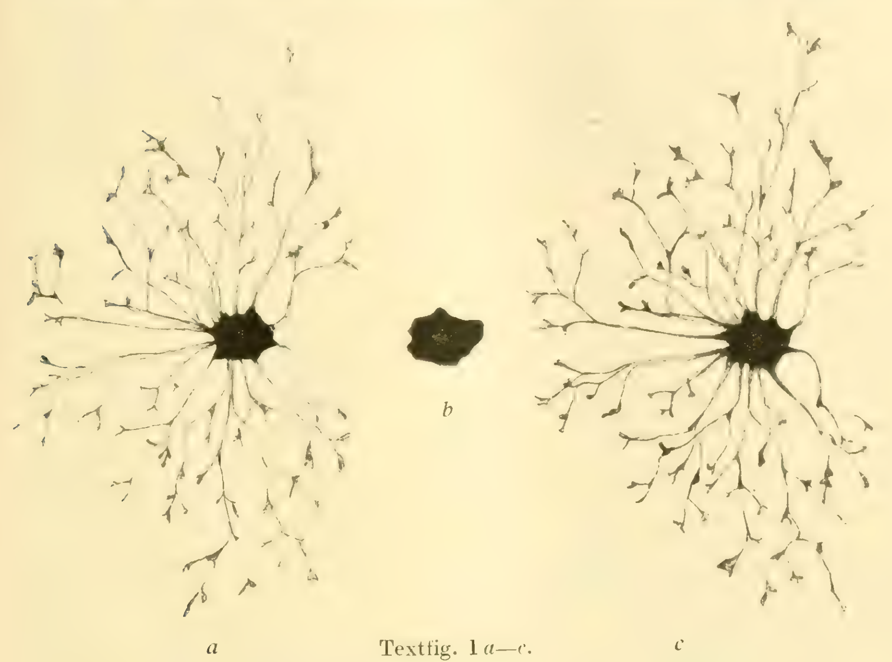
bei *Phronima* dagegen auf Amöboidbeweglichkeit der Chromatophoren beruht.

Sein Angriff auf FRANZ ist noch dazu ungerechtfertigt; denn so ausgesprochen, wie er behauptet, leugnet jener gar nicht die Möglichkeit der Eigenbeweglichkeit der Chromatophore. Im Gegenteil, in derselben Arbeit (1908), auf die MINKIEWICZ sich beruft, gibt er zu, daß die Möglichkeit »gewisser Bewegungen nach Art eines Kriechens« durchaus nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Er führt ebendort sogar eine ungefähr dahinzielende eigne Beobachtung an und stellt infolgedessen »eine aktive Bewegungswanderung und ein Formveränderungsvermögen der ganzen Zelle« durchaus nicht völlig in Abrede. Nur meint er, daß solche Bewegungen für den Farbenwechsel belanglos sind, und mit berechtigter Entschiedenheit weist er seinerseits die Ansicht zurück, daß wir es bei den Motionsvorgängen und Farbwechselerscheinungen mit Formveränderungen der Chromatophoren zu tun haben.

Nach dieser Darlegung des Problems komme ich zu meinen eignen Beobachtungen, die mit aller wünschenswerten Klarheit dartun, daß es sich bei allen Farbwechselerscheinungen der Kruster um Pigmentwanderungen innerhalb eines formbeständigen Ausläufersystems vom Körper der Chromatophore aus handelt.

Ich hatte zunächst festzustellen, ob nach jeder Ballung bei der späteren Expansion immer die gleichen Ramifikationen auftreten. Nur auf diesem Wege ist die Feststellung der Formbeständigkeit der Chromatophoren möglich, da die von Pigment entblößten Ausläufer vollkommen verschwinden. Schon KEEBLE und GAMBLE haben gleiche Versuche angestellt; sie berichten (1904, S. 304) darüber: "Repeated experiments of stimulation on the same chromatophore cause it to contract to the same centre, and to expand into the same branches, and so produce the same pattern. These chromatophore-endings, however, are frequently so intricate as to give rise to the appearance of a plate of pigment, for example, on the eyestalk and on the surface of the tail. In such cases it is difficult to determine whether the structure is the same as that just described for the main trunks, or whether the branches ultimately end in connection with a system of tubes." Ich gebe in der Textfig. 1*a*—*c* die Bilder derselben Chromatophore, wie ich sie mit dem Zeichenapparat zu verschiedenen Zeiten aufgenommen habe. Die Zeit zwischen der Ballung und der neuerlichen Expansion ist so lang, daß es als ausgeschlossen gelten muß, die pseudopodienartigen Ausläufer wären in die vorher benutzten Hohlräume hinein-

gekrochen. Die Bilder geben in großen Zügen Übereinstimmung; allerdings konnte ich nur schwache Vergrößerungen anwenden. Photographische Aufnahmen wurden versucht, doch war das Resultat unbefriedigend. Das ständige Vibrieren der Tiere war, wenn auch durch nasse Wattebäuschchen beschränkt, doch zu lebhaft, als daß gute Aufnahmen hätten erzielt werden können. Betäubungsversuche verliefen



Textfig. 1 *a—c*.

Dorsalchromatophore von *Praunus flexuosus*. *a*, Maximalexpansion; *b*, Ballung; *c*, erneute Expansion (etwa 20 Std. nach Ballung *b*) zeigt die gleichen Chromorhizen wie Expansion *a*. Berücksichtigt ist nur das schwarzbraune Pigment. LEITZ Oc. 1, Obj. 4. Aufgen. mit ABBES Zeichenapparat.

meist erfolglos; es gelang mir nicht, die erforderlichen Mengen zu ermitteln, und als mir ein paar Tiere eingegangen waren, begnügte ich mich, einige ausgewählte Chromatophoren mit dem Zeichenapparat zu zeichnen. Es stellte sich jedesmal eine genügende Übereinstimmung heraus, und auf Grund dieser Bilder kann ich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß wir es stets mit denselben Ausläufern zu tun haben. Kontrollexperimente an Decapoden konnte ich nicht anstellen, doch glaube ich wegen der sonstigen weitgehenden Gleichartigkeit für sie auch hier das gleiche annehmen zu dürfen.

Als ich zu dieser Überzeugung gekommen war, begann ich mit der Beobachtung der Farbwechselvorgänge mit starken Systemen. Zum

Studium der feinsten Details benutzte ich Zeiss Apochrom. 2 mm in Verbindung mit Comp.-Oc. 8 oder 12. Das Schauspiel, dessen man nun teilhaftig wird, lohnt überreich die aufgewendete Mühe. Als günstigstes Stadium erwies sich stets das zweite, und zwar wählen wir eine Stelle, wo dunkles körniges Pigment innerhalb der gelben Grundmasse zusammengeballt liegt. Wir sehen dann den centralwärts laufenden Strang mit den angedeuteten Achsensträngen und einzelnen Pigmentkörnchen, distalwärts die Grundmasse als breite, schwach konturierte Fläche (Textfig. 2).

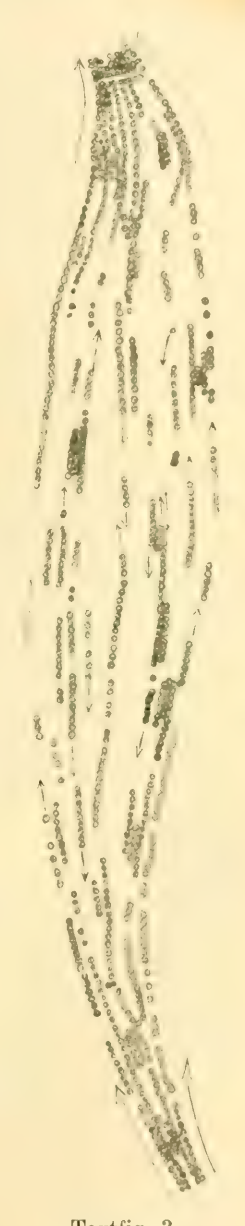


Textfig. 2.
Endausläufer einer Chromorhiza (Stad. II). Leitz Oc. 1. Obj. 8.

Nach ganz kurzer Zeit bemerkt man, erst an den Rändern des geballten Pigments, schwache Bewegungen, die mit Veränderungen der bis jetzt glatten Kontur verbunden sind: einzelne Körnchen lösen sich aus dem Zusammenhang los, es werden ihrer immer mehr, sie verbreiten sich über eine weit größere Fläche innerhalb der gelb vorgezeichneten, und es macht nun keine Schwierigkeiten mehr, einzelne genau zu verfolgen. Einfacher und leichter verständlich sind aber die Vorgänge, die jetzt an dem centralwärts führenden Strang zu beobachten sind; wir wenden deshalb vorläufig unsre Aufmerksamkeit diesem überraschenden Schauspiel zu.

Hier haben sich die vorher undeutlichen Achsenstränge scharf differenziert, und ihre Sichtbarkeit wird noch verstärkt durch die

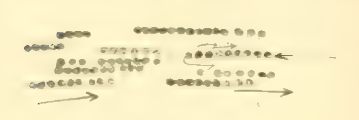
dichte Begrenzung mit Pigmentkörnchen. Erst einzeln, dann zu mehreren hintereinander, schließlich in langen, fast ununterbrochenen Reihen marschieren diese reihenweise an, sich streng an die Achsenstränge haltend. Unter fortwährender seitlicher Verbreiterung wird die Chromorhiza dunkler, denn immer mehr und dichtere Körnchenreihen kommen vom Centralklumpen her stetig herangezogen; ein ununterbrochenes Vorwärtsströmen befördert in diesem winzigen Ästchen Hunderte von Pigmentkörnchen centrifugal. Bei genauerem Verfolgen der einzelnen Reihen wird man plötzlich gewahr, daß die Bewegung absolut nicht so stetig vorwärts gerichtet ist, wie es bei der Betrachtung des Ganzen erst den Anschein hatte. Einzelne Reihen gleiten lebhafter als dicht benachbarte, sie überholen sie bedeutend, bis ihre Schnelligkeit plötzlich ohne sichtbaren Grund sich verlangsamt; dann geraten sie ins Stocken, bleiben stehen, rücken wieder vor; mit einem Male spaltet sich die Reihe und die bisher dicht hintereinander ziehenden Körnchen ordnen sich in eine Doppelreihe, oder es trennen sich die eine lange Zeit in engem Verbande marschierenden Körnchen: es bleibt eins nach dem andern zurück, die vorderen gleiten schneller und schließen sich einer vorher weit vorausziehenden Reihe an, vom Centrum her kommen neue Massen, die die scheinbar widerstrebenden Nachzügler vor sich herschieben: kurz, es herrscht eine Verschiedenheit im Tempo, wie man sie bei der generell centrifugal gerichteten Bewegung kaum voraussetzen sollte (Taf. I, Fig. 1).



Textfig. 3.
Stück einer Chromorhiza mit strömenden Körnchen. Die großen Pfeile geben die generelle Richtung der Strömung an, die kleinen die einzelner Reihen. Zeiss Comp.-Oc. 12, Apochrom. 2 mm.

Damit ist aber die Eigenartigkeit des Phänomens noch nicht erschöpft. Bei längerem Zusehen macht man noch merkwürdigere Beobachtungen: das immer langsamer werdende Vorrücken einzelner Körnchen und Körnchenreihen geht schließlich in Stillstand, darauf

gar in rückläufige Bewegung über, während das Gesamtpigment sich noch in der Expansion befindet. Auf Textfig. 3 ist durch Pfeile die Richtung der einzelnen Reihen angegeben. Es sind vereinzelte Körnchen und kleinere Verbände, die die allgemeine Bewegung nicht mitmachen, sondern sich, zuweilen mit großer Geschwindigkeit, gegen den Strom bewegen. Sie gleiten dicht an den rechtläufigen vorbei, stoßen oft gegen diese an, weichen dann aus, wobei die nachfolgenden denselben Weg nehmen, zeigen bedeutende Tempounterschiede selbst innerhalb ihrer Reihen, bis dann plötzlich meist ohne sichtbaren Grund (manchmal scheint die Ursache eine mächtig anrückende Pigmentmasse zu sein) die vordersten Körner seitlich ausweichen, mit einem Bogen in die allgemeine Richtung einschwenken und nun an der generellen Bewegung wieder teilnehmen, etwa in der Weise wie Textfig. 4 etwas schematisch andeutet. Die Nachfolgenden setzen nach dem Ausweichen manchmal die rückläufige Bewegung noch fort, meist stoppen sie aber, wobei es den Anschein hat, als drehten sie sich im Kreise, und dann schließen auch sie sich der großen Masse wieder an.



Textfig. 4.
Richtungsänderung der Einzelkörnchen einer strömenden Reihe. ZEISS Comp.-Oc. 12, Apochrom. 12.

Die Achsenstränge scheinen bei diesen Vorgängen eine bedeutsame Rolle zu spielen, wenn ich auch über ihre wahre Natur keinen sicheren Aufschluß erhielt. An beobachteten Tatsachen kann ich anführen, daß die Körnchen sofort eine lebhaftere Bewegung zeigen, sowie sie an einen Achsenstrang geraten, daß sie andrerseits aber durchaus nicht an sie gebunden sind. Es ergibt sich das schon aus dem viel bedeutenderen Querschnitt der strömenden Pigmentmasse, verglichen mit dem der Achsenstränge. Und doch müssen die Stränge die Bewegung irgendwie richten, denn ich habe nie gesehen, daß die Körner jemals die Stränge gekreuzt hätten. (Hiermit stimmt die Anschauung von FRANZ überein, nach der die Achsenstränge die strömende Pigmentmasse auch hindern können.) War ihre vorherige Richtung auch nahezu senkrecht zum Verlauf des Stranges, so nehmen sie beim Kontakt mit ihm sofort seine Richtung an. Ob diese nun rechtläufig oder rückläufig werden würde, war nie mit Bestimmtheit vorauszusagen. —

Wenden wir uns nun den Vorgängen in den Endverbreiterungen zu, so genießen wir ein Schauspiel, wie wir es uns fesselnder kaum vorstellen können. Es erreicht seine höchste Deutlichkeit bei außergewöhnlich großer Komplikation und geradezu überraschender Vielfältigkeit

in den Endlamellen auf den Augenstielen von *Siriella armata.* Hier haben wir es mit breiten, vielfach gelappten Flächen von orangeroter Grundmasse zu tun, in der verhältnismäßig große Pigmentkörner liegen (Taf. I, Fig. 3). Befindet sich die Bewegung in ihrem lebhaftesten Stadium, so werden wir hier Zeugen einer wahrhaft erstaunlichen Mannigfaltigkeit. Die Körnchenreihen, die vom Centrum her an den Achsensträngen entlang eingerückt sind, verteilen sich bald nach allen Richtungen. Zwar gehen Abzweigungen der Achsenstränge wenigstens noch in die Hauptlappen, doch folgen ihnen die Körner nur zeitweilig. Die Bewegung wird nun ganz ungerichtet; die Pigmentkörner sind auf weiten Flächen nur ganz dünn gesät, und wir nehmen leicht wahr, daß sie sich ganz willkürlich bewegen. Sie gehen geradeaus, im Bogen zurück, beschreiben kleine Kreise, ziehen in weiten Spirallinien über das Gesichtsfeld, wechseln oft das Niveau: kurz, die Bewegung erscheint so willkürlich, ohne die geringste Spur äußerer Einflüsse, daß man in keinem Moment sagen kann, wohin sie im nächsten gerichtet sein wird. Besonders auffallend wird die Regellosigkeit, wenn man mehrere benachbarte Körnchen in ihren Lagebeziehungen zueinander während längerer Zeit verfolgen kann. Dann sind die wirrsten Bewegungen zu konstatieren, die sich nur schwer skizzieren lassen. Gegenseitiges Überholen, Umeinanderkreisen, gemeinsames Festliegen, plötzliche Trennung nach ganz verschiedenen Richtungen, fortwährend wechselnde Schnelligkeit: eine verwirrende Fülle von wechselnden Bildern, von der die Skizzen nur einen schwachen Begriff zu geben vermögen (Textfig. 5). Eigentümliche Stauungen bilden sich oft an den inneren Winkeln der äußersten Lappen aus. In Mengen sammeln sich da die Körnchen zu größeren Haufen an, und hier hat man allerdings den Eindruck, als ob eine schwache Strömung die Körnchen herbeiträgt, sich an dem schon gebildeten Haufen teilt und an seinen Rändern



Textfig. 5.
Endplatte einer Chromatophore vom Augenstiel von *Siriella*. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung der Körnchen an. ZEISS Komp.-Oc. 12. Apochr. 2 mm.

entlangstreicht: die inneren Körner liegen fest, während die Randkörner scheinbar von der Strömung hinweggeführt werden (Taf. I, Fig. 3*). Doch reicht dieser Einfluß nicht weit; die noch eben scheinbar von der Gewalt der Strömung fortgetriebenen Körner beginnen zu schnell ihre eignen regellosen Bewegungen wieder, als daß man von der Existenz dieser Strömung überzeugt sein könnte.

Analoge Erscheinungen sind an *Praunus* zu beobachten (Taf. I, Fig. 2).

Ich habe mich oben (S. 15) schon für jene Ansicht ausgesprochen, die außer der durch das Auge oder überhaupt indirekt vermittelten Reaktion der Chromatophoren noch eine direkte annimmt, und bin derselben Ansicht wie Keeble und Gamble, daß die direkte (primäre) von der indirekten (sekundären) unterdrückt oder nur reguliert wird (1903, S. 352). Schon die makroskopische Beobachtung führt zu diesem Schluß, nach dem also auf die durch direkte Lichtwirkung erfolgte Expansion eine durch das Auge geleitete Ballung erfolgt, die die Anpassung an die helle Umgebung darstellen soll. Mir war es vergönnt, an mehreren Präparaten die sich dabei abspielenden Vorgänge genau wahrzunehmen: nämlich die Rückwanderung des Pigments.

Während noch die Hauptmasse centrifugal strömt und dichte Körnchenreihen auf allen Wegen in die Endplatten dringen, macht sich von deren äußersten Ausläufern her die Rückwärtsbewegung bemerkbar. Die nun folgenden Vorgänge sind den eben beschriebenen analog; bemerkenswert ist der allmähliche Übergang der regellos ungerichteten Bewegung in die rückläufig gerichtete, wobei mannigfache Kollisionen zwischen den Vertretern der beiden Richtungen stattfinden. Allmählich aber treten alle Körner aus den Endplatten den Rückmarsch an; sie sammeln sich aus der ganzen Fläche zu Reihen, schließen sich an die Achsenstränge an und ziehen in ziemlich einheitlichen Gruppen dem Centrum zu; nur einzelne bleiben in den Endlamellen liegen, wo sie in der früher beschriebenen Weise umherirren. Da nun die Rückbewegung am distalen Ende der Ausläufer beginnt, während vom Centrum her die Expansion noch stark im Gange ist, stoßen innerhalb des Chromorhizen die beiden Säulen aufeinander, und hierbei sind äußerst interessante Vorgänge zu beobachten. In kreisenden, quirlenden Bewegungen werden die Körnchen umhergerissen, die Reihenordnung löst sich ganz und gar auf, die Körnchen beider Richtungen bilden ein wirres Durcheinander, zumal bei beiden immer noch neue Ankömmlinge nachgeschoben werden, bis sich nach einiger Zeit wieder Ordnung in dem Wirrwarr gebildet hat und nun beide Bewegungen, die centri-

petale wie die centrifugale, ungestört nebeneinander fortbestehen. Dieser Zustand ist aber nur von kurzer Dauer. Die Centrifugalbewegung wird schwächer und schwächer, die Reihen bleiben stehen, immer mehr schlagen die entgegengesetzte Richtung ein, der Nachschub vom Centrum her wird immer geringer, und schließlich bewegt sich die ganze Pigmentmasse mit geringen Ausnahmen dem Centralkörper zu. Unter diesen Ausnahmen findet man allerdings überraschende. So beobachtete ich einmal nach der vollkommenen Umwandlung in die Centripetalbewegung, daß bei gänzlicher Entblößung der Endverbreiterungen und der ihnen zugehörigen Stränge vom Pigment ein einzelnes Körnchen von der centripetalen Bewegung wieder zur centrifugalen überging, sich durch die wenigen Nachzügler hindurchzwängte und seinen Weg allein fortsetzte. Es folgte einem Achsenstrang bis in eine ganz peripher liegende Endplatte, verließ ihn in einer der vielfach verzweigten Auslappungen, kreiste dann in mehreren Buchten und Winkeln derselben umher und trat schließlich an einem andern Achsenstrang die centripetale Bewegung wieder an.

Die Rückwanderung aller Körnchen ins Centrum habe ich nie beobachten können. Es müssen schon besonders günstige Umstände zusammentreffen, um die Beobachtung der eben geschilderten Vorgänge zu ermöglichen, denn nur ganz außerordentlich lebenskräftige Tiere zeigen noch diese Reaktion, die ich überhaupt nur an *Praunus flexuosus* beobachten konnte.

Da bei der Maximalexpansion die Endbäumchen der Dorsalchromatophoren eng neben denen der Ventralchromatophoren liegen, suchte ich nach der Existenz von Verbindungen, und ich beobachtete solche Stellen sehr scharf, ohne aber jemals das Übertreten von Pigmentkörnchen in eine andre Chromatophore festgestellt zu haben. Hier scheint also kein Verschmelzen der Chromatophorenausläufer stattzufinden. An andern Stellen, wo der Eindruck des Zusammenhanges noch stärker ist, z. B. an den breiten Querbändern von *Leander treillanus*, gelang mir der strikte Nachweis noch weniger, da hier nur Pigmente der ersten Gruppe auftreten und insofern die Beobachtungsverhältnisse äußerst ungünstig liegen. —

Die Vorgänge im Centrum während der Expansion und Ballung des Pigments entziehen sich wegen der starken Pigmentierung vollkommen der Beobachtung.

Nachdem ich so an den günstigen Chromatophoren der zweiten Gruppe die Pigmentverschiebungen erkannt hatte und mir über die feineren Vorgänge dabei klar geworden war, konnte ich auch an den

weniger günstigen Chromatophorengruppen I und III analoges Geschehen wahrnehmen, wobei es gleichgültig ist, welcher systematischen Abteilung sie angehören. Von Decapodenchromatophoren sind am leichtesten die der inneren Uropoden der feineren Untersuchung zugänglich. Man hat dabei zugleich den Vorteil, auf einem Präparat Vertreter der ersten und dritten Gruppe studieren zu können (Taf. I, Fig. 4).

Bei der dritten Gruppe, die durch den Mangel einer gefärbten Grundmasse charakterisiert ist, gehen die Bewegungsvorgänge in ziemlich leicht erkennbarer Weise vor sich. Sie sind sowohl an den gelbweißen Komponenten der *Praunus*-Chromatophoren wie an den gelben bzw. weißen Chromatophoren der Decapoden zu verfolgen. Bei den ersteren bildet das opake gelbweiße Pigment, wenn kontrahiert, dicke, rundliche Ballen, die dem braunen auf- und anliegen. Bei den Decapoden kommt es in großen Chromatophoren vor, die zugleich ein Klümpchen roten Pigments besitzen, und zeigt sich auch im Zustand maximaler Ballung nie als gleichmäßig begrenzte Pigmentmasse. Gelingt es hier, den Beginn der Bewegung zu beobachten, so fällt natürlich sofort der Mangel der Grundsubstanz auf. Zeigte diese bei den Mischpigmenten schon vorher an, wohin das Körnerpigment strömen würde, so fehlen uns diesmal derartige Anhaltspunkte vollkommen. Es ist nicht die geringste Spur von irgendwelchen vorgebildeten Bahnen zu erkennen, und die Körner strömen scheinbar regellos, aber ohne großen Spielraum und irgendwelche Unregelmäßigkeiten, zu komplizierten Chromorhizen aus. Die Bewegung erfolgt ziemlich rasch, namentlich in den Anfängen, und man gewinnt vollkommen den Eindruck, als breite sich das Pigment unter einem senkrechten Druck aus. Der Fortschritt ist stetig, ohne alles störende Umherirren einzelner Körnchen, auch rückläufige Bewegungen habe ich nicht beobachtet, und die resultierende Figur ist äußerst verwickelt (Taf. I, Fig. 5). An den Chromorhizen finden sich Ausläufer, die nur aus ganz wenigen Pigmentkörnern bestehen; diese gestalten die Kontur noch mannigfaltiger, als wir sie bei den Chromatophoren der zweiten Gruppe gefunden haben. Auch sind die Körner nicht so streng in Reihen geordnet, wie es bei jenen der Fall ist, sondern sie erscheinen ganz dicht gedrängt; darum fehlen hier auch die Eigenbewegungen der einzelnen, und es ist schwieriger, einzelne genau zu verfolgen. Eigenartige Bilder entstehen dann, wenn ein Haufen von Körnern den Zusammenhang mit der Hauptmasse aufgibt und als detachierter Fleck neben dieser liegt (Taf. I, Fig. 5*). An solchen Stellen fällt das Fehlen einer erkennbaren Membran ganz

besonders auf; die Pigmentkörner scheinen beliebig in irgend welche Lücken der Hypodermis gequollen zu sein.

Der Vorgang der Chromorhizenbildung erfolgt nach demselben Schema wie bei den Chromatophoren mit Mischpigmenten: im Anfang sind es nur schmale Bänder, von denen nur die Grenzen durch schwache Pigmentstreifen bezeichnet werden; sodann wird der Zwischenraum ausgefüllt und schließlich verbreitert sich das Band zusehends, ohne daß vorher nur das kleinste Anzeichen gewesen wäre, daß jene Randregionen noch zur Chromorhiza gehörten. Auch hier differenzieren sich die Achsenstränge während der Verbreiterung heraus und in diesem Fall kann man feststellen, daß sie nicht so sehr durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen deutlich hervortreten, als hauptsächlich durch die ununterbrochene Begrenzung mit Pigmentreihen. Bevor das Pigment anrückt, ist von ihnen ebensowenig zu sehen wie von einer seitlichen Begrenzung der Ausläufer. Ein Zurückströmen habe ich nie beobachten können, weder an Decapoden- noch an *Praunus*-Chromatophoren dieser Art.

Kommen wir nun schließlich zu den Chromatophoren der ersten Gruppe, so können wir keine absolut neuen Beobachtungen mehr machen. Die Vorgänge selbst sind etwas schwieriger zu verfolgen, als bei den andern, aber hat sich das Auge an diesen geübt, so findet es hier unschwer das bekannte Schema wieder. Geeignet sind hier wieder die Uropoden von *Leander*, die ja orangefarbene Chromatophoren in allen Tönen und Größen aufweisen. Besser aber eignen sich die kleinen Mysideen, vor allen *Siriella clausi*. Bei dieser Form besitzt jedes Abdominalsegment streng lateral je eine schöne rötliche bis gelbrote Chromatophore, die mit großer Bequemlichkeit beobachtet werden können. Als ganz besonders günstiger Umstand tritt noch hinzu, daß diese Chromatophoren nur sehr wenige Ausläufer haben, die ohne komplizierte Verzweigungen bleiben, so daß kein solch verwirrendes Netz auftritt wie bei den bisher betrachteten Formen. Von der Schollenteilung ist oben schon die Rede gewesen; diese Schollen geben je einem Fortsatz den Ursprung. Die Ramifikationen sind auch hier erst schmal und nur an den Rändern stärker mit Pigment versehen; eine sichere Grenze nach außen ist nirgends zu erkennen, zumal die erste Farbengebung nur sehr schwach und unbestimmt ist. Der Fortschritt in der Expansion findet an den äußeren Rändern statt, wenigstens im Anfang; später wird der Zwischenraum unter gleichzeitigem Sichtbarwerden der Achsenstränge ausgefüllt. Ich habe mich vergeblich bemüht, an den Granulationen Anzeichen von Strömungen zu entdecken; der Fort-

schritt ist gleichmäßig und stetig ohne die geringsten Störungen zu verfolgen.

Auch an den klumpigen blauen Chromatophoren sind die Bewegungserscheinungen zu erkennen; sie bieten dasselbe Bild, vollziehen sich aber durchweg viel langsamer, und das Pigment macht deswegen einen recht zähflüssigen Eindruck. Selbständige Bewegungen der Granulationen sind nicht nachzuweisen.

Interessante Feststellungen werden an den Chromatophoren ermöglicht, in denen wir Pigmente der verschiedenen Gruppen nebeneinander vorfinden, wie sie bei Mysideen sehr häufig auftreten[1]. Da ist denn bei jeder Expansion zu konstatieren, daß das rein körnige Pigment eher mit der Bewegung beginnt als das mit ihm vergesellschaftete andre, und daß bei ihm auch das Tempo lebhafter ist als bei den andern. Ganz besonders auffallend sind die Unterschiede an den Lateralchromatophoren von *Siriella armata*; hier kann man oft beobachten, daß die Bewegung der rotflüssigen Komponente noch in vollem Flusse ist, während die Bewegung der opaken Körnchen, die viel energischer eingesetzt hatte, schon fast stillsteht, jedenfalls aber in den Hauptzügen schon die Maximalexpansion herbeigeführt hat.

Nach diesen Beobachtungen ist es sicher, daß wir es tatsächlich bei den Farbwechselerscheinungen der Crustaceen nur mit Pigmentwanderungen zu tun haben und daß von einem amöboiden Kriechen pseudopodienartiger Ausläufer bei der Expansion und Kontraktion des Pigments nicht die Rede sein kann.

Es sei erlaubt, an dieser Stelle auf die Körnchenströmung hinzuweisen, die zuerst von Schultze (1863) an den Pseudopodien von Rhizopoden beobachtet und in unvergleichlich anschaulicher Weise geschildert worden ist. Dem Beobachter der Körnchenströmung in den Chromatophoren drängt sich die Ähnlichkeit beider Vorgänge unabweisbar auf, und es scheint in beiden Fällen die Ursache in den Körnchen selbst zu liegen, nicht in einem Fließen des Plasmas, das die Körnchen passiv mit sich reißt. Zumal in unserm Fall der Pigmentwanderungen begegnet die Vorstellung derartig verschiedener, wechselnder Plasmaströmungen auf so kleinem Raum fast unüberwindlichen Schwierigkeiten (K. C. Schneider 1905).

c. Die Fibrillenstruktur der Chromorhizen.

Die im vorhergehenden Abschnitt näher geschilderten Beobachtungen haben die Wichtigkeit der Achsenstränge für die

[1] Taf. I, Fig. 6, 7; Taf. III, Fig. 12.

Motionsvorgänge dargetan, und es fragt sich nur noch, wie sie zu deuten sind.

Die Fibrillenstruktur der Chromorhizen ist so auffallend, daß sie keinem Beobachter entgehen kann. KEEBLE und GAMBLE erwähnen sie wiederholt, haben sie auch in ihren Zeichnungen angedeutet, sagen aber nichts über ihre Funktion aus. DOFLEIN (1910) und FRANZ (1910a und b) äußern sich auch über ihre mutmaßliche Bedeutung.

DOFLEIN hat sie an allen Chromatophoren mit Ausnahme der weißen opaken erkannt. Daß er sie hier nicht gefunden hat, beruht tatsächlich, wie er vermutet, auf der Verdeckung durch die dichten Pigmentmassen; denn an den äußersten Enden und Ausläufern tritt sie sehr klar zutage. In Fig. 20 seiner Arbeit bildet er bei stärkerer Vergrößerung das Ende einer Chromorhiza mit diesen Achsensträngen ab. Er hat sie in den lamellenartig ausgebreiteten Endplatten gesehen und beschreibt sie als eine Struktur, »welche wohl als axiales Zellskelet gedeutet werden muß. Man erkennt vollkommen glashelle, aber stark lichtbrechende Stäbe, welche sich in der Mitte der Chromorhiza hinziehen und an welche sich der Farbstoff anschmiegt«. FRANZ (1910) hat die Stränge genauer verfolgt und wegen ihrer Ähnlichkeit mit dem Stäbeskelet der Fischchromatophoren verglichen. Er beobachtete sie auch im Innern der Chromatophoren und stellte für sie als Hauptunterschied von den Skeletsträngen der Fische den auf, daß sie beim Eintritt in den Chromatophorenkörper zu circulärem Verlauf umbiegen, während die Skeletstäbe der Fische radiär verlaufen (vgl. die Abbildung bei HEIDENHAIN, Plasma und Zelle). Die Achsenstränge der Chromorhizen samt ihrem Fachwerkgerüst im Körper der Chromatophore faßt er als ein Skelet auf, dessen Notwendigkeit »wegen der regen intracellulären Strömungen genügend erklärt ist«. Auch bei den von Pigment entblößten Fortsätzen hat er die Längsstreifung beobachtet; nach meinen Beobachtungen (vgl. Abschnitt d) ist das ein Zeichen dafür, daß von der früheren Expansion her das Pigment nicht völlig kontrahiert war.

Der Anschauung von FRANZ entspricht auch meine; nur halte ich das Stäbegerüst nicht für persistierend. Durch alle Beobachtungen wurde immer wieder erwiesen, daß die Achsenstränge bei totaler Ballung vollkommen verschwinden und erst während der Expansion wieder auftreten; daraus scheint hervorzugehen, daß sie regelmäßig erst bei diesem Vorgang gebildet werden. Ob sie außer der Stützfunktion, die wegen der geringen Tiefe der Chromorhizen nicht sehr groß zu veranschlagen sein wird, noch andre Aufgaben, z. B. in bezug auf die Bewegung des Pigments haben, vermag ich nicht zu sagen.

d. Die Existenz pigmentloser Fortsätze.

In diesem Zusammenhange soll noch eine Frage erörtert werden, deren Beantwortung für die Auffassung vom Bau der Chromatophoren von großer Bedeutung ist: es ist die nach dem Vorkommen pigmentloser Fortsätze. Ihre Wichtigkeit hat Franz (1908) schon erkannt, und er bezeichnet den Nachweis »der Zellkontur an den von Pigment entleerten Fortsätzen als die beste Stütze für die Annahme der intracellulären Körnchenströmung«. In dieser Absicht gibt er Abbildungen von *Platessa*- und *Gadus*-Chromatophoren, die unzweideutig die Konturen der Fortsätze zeigen, auch wo letztere von Pigment entblößt sind. Den Grund, warum es so selten glückt, solcher pigmentfreien Fortsätze ansichtig zu werden, glaubt er in der Notwendigkeit der Erfüllung gewisser unbekannter Bedingungen zu finden; er meint, daß z. B. »hierzu ein bis zu einem gewissen Grade abnormer oder moribunder Zustand der Gewebe erforderlich ist«. Irgendwie experimentell die Konturen sichtbar zu machen, versuchte er stets vergeblich, und bei *Agonus*- oder *Liparis*-Larven gelang es ihm nicht ein einziges Mal, die Fortsätze zu erblicken. An anderm Material sind solche zweifellos pigmentfreie Fortsätze seit Ballowitz (1893, 1894) schon öfters beobachtet worden, z. B. an *Spelerpes*, an dem Galeotti (zit. in M. Heidenhain 1907) im Bauchfell »braune Pigmentzellen mit ungefärbten kleinen Zweigenden« gesehen hat.

Der Nachweis analoger Fortsätze bei den Krusterchromatophoren würde in der Tat einen schlagenden Beweis für die starre Natur derselben liefern. Nun finden sich auch in der Literatur öfters derartige Angaben. So bei Keeble und Gamble (1905): "In the former case[1] the tubular branches become injected with protoplasm and pigment, in the latter[2] the tubes show up empty and refractive." In derselben Arbeit (1905, S. 5) beschreiben sie die Beobachtung an *Crangon*: "The hollow nature of the branch-cells when the pigment is retracted, is very evident in the chromatophores of the shrimp"; also ähnlich, wie sie es früher schon für *Praunus flexuosus* hingestellt haben (1904, S. 338): "These channels, the branches of the chromatophores may be seen clearly in the living animal even when all pigment has withdrawn from them into the chromatophore-centres". Doflein (1910) beschreibt ähnliche Verhältnisse an einer allerdings nicht in weitgehendem Maße geballten Chromatophore: »In den peripheren Regionen eines Chromato-

[1] bei der Expansion.

[2] bei der Ballung.

phors sieht man oft detachierte Klumpen und kürzere oder längere, selbst verzweigte Stränge. Man sieht dann eine farblose Lücke zwischen ihnen und dem Strang, von dem sie abgelöst sind. Hier und da kann man die farblose Verbindungsbahn zwischen den beiden getrennten Stücken erkennen; man hat den Eindruck, als sei ein röhrenförmiger Hohlraum vorhanden, welcher die präformierte Grundlage des Chromatophors darstellt.« Schließlich hat Franz selbst (1910) beim Studium der Krusterchromatophoren die ausführlichsten Beobachtungen gemacht. Er sagt von *Pandalus*: »Die reich verästelten Fortsätze sind, soweit von rotem Pigment frei, hochgelb« (vgl. Taf. I, Fig. 8). Ganz ähnlich heißt es an andrer Stelle, daß die Fortsätze, wenn von Pigment entblößt, »durch deutliche Konturen und meist auch durch Gelbfärbung sichtbar« sind. Aus diesen Beobachtungen zieht er den Schluß: »Es gelingt hier also viel leichter als bei Fischen, der gänzlich von Pigment entblößten Zellfortsätze ansichtig zu werden.«

Die Angaben der Engländer fordern schon wegen ihrer physikalischen Unmöglichkeit zur Kritik heraus: solche hohlen Kanäle ohne protoplasmatischen Inhalt sind undenkbar. Ähnlich steht es übrigens auch mit der ganzen Anschauung von der Amöboidbeweglichkeit der Fortsätze: ein Leerbleiben der während der Expansion ausgefüllten Hohlräume ist bei der Ballung unmöglich; werden sie aber irgendwie ausgefüllt, so begegnet die Vorstellung von der Verdrängung dieser Flüssigkeitsmengen durch die Chromorhizen bei der nächsten Expansion den größten Schwierigkeiten. Was nun die Existenz der unpigmentierten Fortsätze anbetrifft, so haben wir uns näher mit den Angaben von Franz zu beschäftigen.

Daß derartige Bilder, wie er sie beschreibt, häufig aufzufinden sind, kann keinem Zweifel unterliegen. Nur scheint mir, daß er sie, wie auch die früheren Beobachter, falsch gedeutet hat. Beobachtet man z. B. eine *Pandalus*-Chromatophore (Taf. I, Fig. 8) bei der Expansion, so kann man konstatieren, daß sich nicht nur der rote Farbstoff über die gelb angelegte Fläche verbreitet, sondern daß auch diese sich mehr und mehr ausdehnt, Ausläufer bildet und sich verzweigt, so daß also die scheinbare Zellkontur jetzt eine ganz andre Ausbildung zeigt. Das Gleiche finden wir an den Chromatophoren von *Praunus*, und ich vermute, daß auch Keeble und Gamble die schon gelblich pigmentierten Flächen für die Chromatophore gehalten haben. Daß aber auch hier die Grenze dieser Pigmentierung nicht als Chromatophorengrenze gedeutet werden darf, ergibt sich aus ihrem fortschreitenden Hinauswachsen bei der Expansion.

Aber auch an Stellen, wo das Gelb fehlt, können wir bei *Praunus* die Lage der Chromorhizen deutlich erkennen, aber nicht an ihrer seitlichen Begrenzung, sondern an den in ihr verlaufenden Achsensträngen. So kommt auch an andern Chromatophoren die »farblose Verbindungsbahn« DOFLEINS durch die Achsenstränge zustande. Einzelne Fälle, in denen ich die Wandungen selbst gesehen zu haben glaubte, erwiesen sich bei Anwendung starker Vergrößerungen regelmäßig als Irrtum: es war nicht die Wandung gewesen, sondern ganz geringe Spuren der Pigmentbesetzung, die das Auge zu einer ununterbrochenen Kontur verbunden hatte.

Die Befunde dieser Art werfen auch ein neues Licht auf die Achsenstränge. Wie die Beobachtungen gezeigt haben, sind diese noch sichtbar, wenn auch das Pigment sich schon wieder geballt hat. Es resultieren dann Bilder, wie das von DOFLEIN beschriebene, und es ist klar, daß jede Chromatophore, die sich im Stadium II befindet, ähnlich erscheinen muß. Die Menge des detachierten Pigments richtet sich nach der Gesamtumgebung; ist diese hell, so ist sie nur gering. Findet nun bei solchem Stadium auf irgend einen Reiz hin eine Ausbreitung statt, so bewegt sich das Pigment natürlich auf den noch sichtbaren Bahnen, auf denen es vorhin zurückgeströmt war, und auf die Weise kam die Meinung auf, als handelte es sich in diesen Fällen um die trotz der Ballung sichtbaren Zellkonturen, die auch, wenn pigmentlos, die Form der Chromatophore anzeigen sollten. Nun bin ich von der Formbeständigkeit der Chromatophore samt allen Ausläufern fest überzeugt, wie FRANZ; nur ist sein Argument nicht stichhaltig. Es ist durchaus nicht der Fall, daß man der pigmentfreien Fortsätze bei Krustern so sehr viel leichter ansichtig wird als bei Fischen, oder wenn es manchmal den Anschein haben sollte, hat man es stets mit nicht maximal geballtem Pigment zu tun.

Wir müssen also so entscheiden: in der Mehrzahl der Beobachtungen an Krusterchromatophoren ist festzustellen, wie die Fortsätze verlaufen, und es ist genau anzugeben, welche Wege das Pigment bei irgend einer Bewegung, ob nun centrifugal oder centripetal, einschlagen wird, weil wir eben in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle Chromatophoren des zweiten Stadiums vor uns haben. Wir wissen, daß es schon experimenteller Kunstgriffe bedarf, um das Pigment zu maximaler Kontraktion zu bringen, und daß die bedeutendsten Ballungen, die wir an Aquariumtieren vorfinden, zwar für das unbewaffnete Auge den Eindruck einer totalen Aufhellung des Tieres erwecken, aber noch weit von der größtmöglichen Ballung entfernt sind. Tritt diese nicht in

den normalen Verlauf ein, so bleiben die Achsenstränge als starres System und unveränderliches Gerüst bei dem steten Wechsel der Pigmentwanderungen bestehen, die viel lebhafter hin- und herzugehen scheinen, als gemeinhin angenommen wird. Ganz anders aber wird das Bild, wenn wir z. B. durch längere Verdunkelung das Pigment zur äußersten Ballung bringen. Beobachten wir eine solche Chromatophore, so können wir auch nicht die geringste Spur von Fortsätzen auffinden. Die Gestalt der geballten Chromatophore weist je nach der Gruppe, der sie angehört, Verschiedenheiten auf, aber darin stimmen sie alle überein, daß keinerlei Konturen, die sicher als die der Ausläufer zu bezeichnen wären, zu erkennen sind. Ebensowenig ist von den Achsensträngen zu sehen. Allerdings glaubt man in dem unbestimmten Gewirr von stärker lichtbrechenden Konturen in der Umgebung oft Achsenstränge oder Wandungen zu erkennen, aber wenn dann die Wanderung beginnt, kann man fast regelmäßig konstatieren, daß andre Wege als die vermuteten eingeschlagen werden. Und während der Ausbreitung selbst ist am vorderen Ende der strömenden Masse kein absolut sicheres Anzeichen zu entdecken, in welcher Richtung die Bewegung weitergehen wird, oder wie die gerade in Bildung befindlichen Verästelungen sich weiter entwickeln werden.

In welcher Weise die Rückbildung der Achsenstränge während einer längeren Verdunkelungsperiode erfolgt, entzieht sich leider der Beobachtung. Vielleicht können hier Experimente zum Ziele führen, indem man die Tiere mit Reagentien behandelt, die eine Ballung zur Folge haben und deren Wirkung stärker ist als die expandierende der starken Beleuchtung.

Da Franz (1908) eine gewisse Moribundität als Voraussetzung des Sichtbarwerdens der pigmentfreien Fortsätze erwähnt, hoffte ich durch experimentelle Eingriffe diesen Zustand herbeiführen zu können. Leider schlugen alle diese Versuche fehl. Nicht einmal die Behandlung mit den gewöhnlichen Fixierungsmitteln ließ ihre Kontur hervortreten, und wir befinden uns den Krustern gegenüber in derselben Lage, wie Franz gegenüber den *Agonus*- und *Liparis*-Larven.

Bis wir also an günstigem Material die Fortsätze auch bei der Maximalkontraktion des Pigments verfolgen können, können wir ihre bloß geforderte Existenz nicht als Beweis für die Formbeständigkeit der Chromatophore gelten lassen. Für Forscher an Meeresstationen, denen große Mengen verschiedener Formen zur Verfügung stehen, dürfte die Frage vielleicht unschwer zu entscheiden sein.

4. Die Histologie der Chromatophoren.

Hand in Hand mit der Beobachtung des Bewegungsmechanismus gingen Studien über die Struktur der Chromatophoren an konserviertem Material. Die Notwendigkeit war vor allen Dingen durch die Tatsache gegeben, daß bei der lebenden Chromatophore Einzelheiten über das Zellgefüge nicht zu erkennen sind. Sogar bei den hellsten Chromatophoren der ersten Gruppe ist z. B. eine Entscheidung über die Kernzahl nicht möglich, und ebensowenig ist die Frage nach der Kontur zu beantworten, wie in Abschnitt 3d des näheren erörtert wurde. Zur Klärung dieser elementaren Fragen konnten also nur die Methoden der histologischen Forschung führen. Wegen der Alkohollöslichkeit sämtlicher fester und rein flüssiger Pigmente waren die Resultate äußerst mangelhaft, solange ich nur Decapodenchromatophoren untersuchte. Zwar ist das rote Pigment nach Osmiumsäurefixierung leidlich alkoholbeständig, doch löst es sich schnell in den Überführungsmitteln (Xylol, Benzol, Chloroform usw.), so daß diese Fixierung keine wesentlichen Vorteile bietet. Die Einbettung in Alkoholseife mit Umgehung dieser Mittel gelang nicht mit dem gewünschten Erfolg, da die Masse im Verhältnis zu den chitinumkleideten Objekten zu weich bleibt und beim Schneiden versagt.

Brauchbare Schnitte erhielt ich erst an den Chromatophoren von *Praunus* und andern Mysideen, deren schwarzbraunes Pigment nach jeder Fixierung gegen alle Überführungsmittel resistent ist; für genauere Beobachtungen machte sich sogar Entpigmentierung nötig. Als Fixierungsmittel gebrauchte ich mit sehr gutem Erfolg ein Formol-Alkohol-Eisessig-Gemisch (10%iges Formol 45 Teile, 96%iger Alkohol 48 Teile, Eisessig 7 Teile), das ich bei etwa 50° anwandte. Die Dauer der Fixierung betrug 3—12 Stunden. Sehr gute Bilder ergaben auch die mit Flemmingschem Gemisch fixierten Exemplare. Geschnitten wurde in 60° Paraffin; das Chitin schneidet sich leicht, nur empfiehlt es sich, die Tafeln zu photoxylinieren, da die Schnitte wegen der zahlreichen Lacunen schlecht haften. Zum Entpigmentieren der Schnitte benutzte ich die Grenachersche Mischung, die nur manchmal aus mir völlig unbekannten Gründen resultatlos blieb; ich entpigmentierte dann mit Chlor. Sorgfältiges Auswaschen nach beiden Methoden ist Bedingung für das gute Gelingen der späteren Färbung. In den meisten Fällen färbte ich mit Haematoxylin nach Grenacher oder mit Haemalaun; für die mit Flemmingscher Lösung fixierten eignete sich am besten Heidenhains Eisenhaematoxylin mit nachfolgender Eosinfärbung.

Flächenschnitte durch den Thorax sind am lohnendsten, da sie die Chromatophoren zu beiden Seiten des Bauchmarks in ihrer ganzen Fläche treffen; ebenso vorteilhaft sind Sagittalschnitte durch die letzten Abdominalsegmente, durch die die medianen Dorsalchromatophoren und die unter dem Enddarm liegende große Chromatophore des 6. Segments mit denen des Bauchmarks auf demselben Schnitt getroffen werden (Taf. II, Fig. 9).

Über die Struktur der Chromatophoren haben nur KEEBLE und GAMBLE eingehendere Untersuchungen an konserviertem Material angestellt und ihre Befunde in den Arbeiten von 1904 und 1905 niedergelegt. Nun liefern sie aber so eigenartige, fast groteske Resultate, daß eine Nachprüfung dringend geboten erschien. Es scheint mir lohnend, ihre Ergebnisse mit meinen zu vergleichen, was sich um so leichter durchführen läßt, als sie sie gleichfalls an *Praunus flexuosus* gewonnen haben.

KEEBLE und GAMBLE unterscheiden topographisch drei Gruppen von Chromatophoren an *Praunus*, die auch in der Struktur große Verschiedenheiten aufweisen sollen. Die Chromatophoren des Telsons und der Uropoden bestehen nach ihnen aus einem "spherical thin-walled bag, pierced by a number of cells varying from five or six to eight or nine according to the age of the chromatophore. Each cell projects into the bag and is produced outwards into a branched fibrillated process. The nucleus is placed at the central end of the cell. The bag itself is formed by a flattened epithelium and contains the pigment in a clear or granular matrix." Die Chromatophoren der Brutlamellen beschreiben sie so: "... each chromatophore is composed of a large (often .78—.75 millim. in diam.) lenticular centre and strongly developed branches. The central portion is apparently cytoplasmatic, finely granular and slightly fibrillated. It is perfectly continuous with the branches. At the point where these commence or just beyond their point of origin, a small group of nuclei occurs. The protoplasm of the branches is markedly fibrillar both in fresh and preserved preparation. The centre of the chromatophore is bounded by a distinct membrane which appears to be continued round the branches[1]." Einen dritten Typus repräsentieren die "neural and caudal chromatophores. They consist of a large number of cells, fused at the centre of each other and with a protoplasmatic mass, in which a more reflecting and densely staining body is often present. The body, however, is not a nucleus; it has not network, and is probably a product of the activity

[1] 1905, S. 304.

of the surrounding protoplasm. In these chromatophores the nuclei are more centrally placed then in the other types, the branches are stouter and more numerous, and the centre attains a greater size and a greater capacity for producing and storing pigment[1]."

Es bestehen also nach den englischen Forschern weitgehende strukturelle Unterschiede zwischen den Chromatophoren der einzelnen Typen. Ich dagegen fand bei den Chromatophoren aller Körpergegenden von *Praunus* dieselbe Struktur wieder. Geringe Unterschiede beruhen auf der Natur des umgebenden Gewebes. Daß die Chromatophoren der flachen Brutlamelle (Taf. III, Fig. 13) eine andre Ausbildung zeigen als die des Augenstiels (Taf. III, Fig. 14 und Textfig. 6) mit seiner bedeutenden Tiefenausdehnung, ist selbstverständlich. Aus dem gleichen Grunde erklären sich auch die verschiedenen Formen der Ausläufer, die zumal bei der Augenstielchromatophore (Taf. III, Fig. 14) einige Besonderheiten aufweisen. Der eigentliche Bauplan dagegen tritt bei allen Chromatophoren in derselben Weise hervor, und bei denen des dritten Typs haben KEEBLE und GAMBLE ihn am klarsten erkannt. Von Taf. II Fig. 9 ist er deutlich abzulesen. Die Chromatophore repräsentiert sich hier als ein vielkerniges Gebilde, ein Syncytium, das von einer deutlichen Membran umgeben wird, die sich weit an den Chromorhizen verfolgen läßt. Die Pigmentmasse liegt in einzelnen membranlosen Schollen angeordnet. Die Verteilung der Kerne ist verschieden nach dem Stadium der Pigmentverschiebung: sie liegen an der Basis der Chromorhizen, wenn das Pigment expandiert, weiter im Innern der Schollen, wenn es kontrahiert ist. Die Zahl der Kerne wechselt ungemein; sie nimmt auch im späteren Leben noch zu, wie das Auftreten von Teilungsfiguren, das ich bei erwachsenen Exemplaren ein paarmal konstatiert habe, beweist. Ob zu jeder Scholle nur ein Kern gehört, wie es manchmal den Anschein hat, war nicht mit Sicherheit festzustellen. Starke Ausläufer entspringen aus mehreren Schollen, die auf den Schnitten nicht deutlich zu trennen sind. Außerdem wird beim Entpigmentieren der Farbstoff aus den Pigmentkörnern ausgezogen und färbt diffus das gesamte Plasma der Chromatophoren, so daß die Grenzen der einzelnen Schollen, zumal wo sie nur durch schmale Lücken voneinander getrennt sind, wie gerade an der Basis der Chromorhizen, undeutlich und verwischt werden[2].

[1] 1905, S. 304.

[2] Färbungsversuche der Pigmentkörner nach totaler Entpigmentierung, wie sie REINKE (1894) an den Pigmentzellen im Bauchfell von Salamanderlarven gelangen, schlugen fehl.

Keeble und Gamble halten die Chromatophorenmembran für ein Produkt andrer Zellen, deren Kerne sie auch gesehen zu haben glauben; ich neige eher zu der Ansicht, daß die Membran eine Bildung der Chromatophore ist; denn ich habe dergleichen Kerne nie gefunden, trotz einer Unzahl von Schnitten. Auf Schnitten macht die Chromatophore den Eindruck eines starren, zusammenhängenden Ganzen, trotz der Schollenteilung, und dieser Eindruck wird noch verstärkt durch Bilder, wie man sie des öfteren zu sehen Gelegenheit hat: nicht selten klappt beim Schneiden eine Chromatophore auf einem oder dem andern Schnitt in toto aus dem sie umgebenden Gewebe heraus, ohne dabei die geringste Änderung in der Lagerung ihrer Teile zu erfahren.

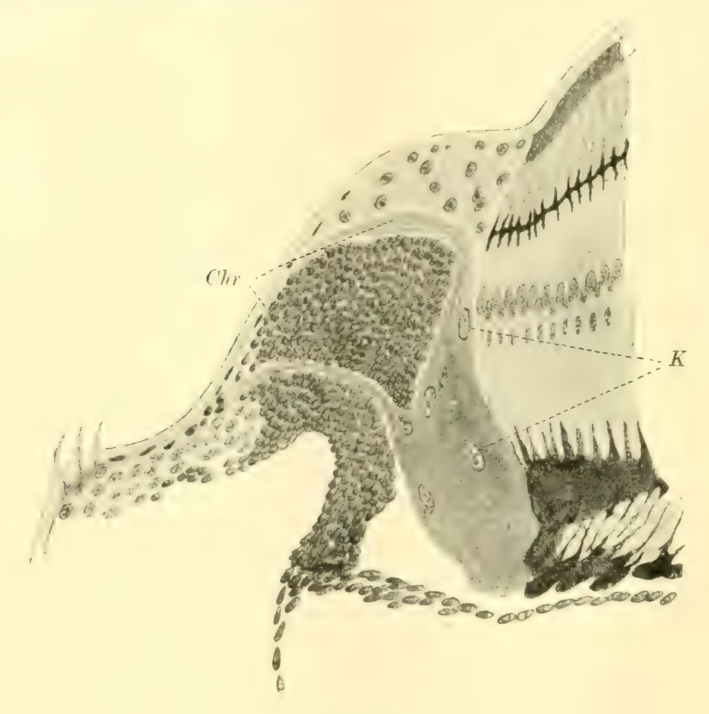
Ganz besonderen Wert legte ich auf die Färbung der Achsenstränge, die im Präparat mit aller Schärfe hervortreten, namentlich im unentpigmentierten. Leider habe ich dabei keinerlei Resultate erzielt. Auch kompliziertere Methoden, wie die Weigertsche Fuchsin-Resorcinfärbung oder solche aus der Protozoentechnik blieben ohne Erfolg. Sie blieben stets nur als ungefärbte, helle Stränge zu erkennen, deren Verlauf kurz nach dem Eintreten in den Centralklumpen nicht mehr zu verfolgen war, wohl weil sie aus der Bildebene heraustreten.

Zum Zweck genauer Kontrolle der an der lebendigen Chromatophore gewonnenen Anschauung über die Formbeständigkeit des Systems fertigte ich auch Schnitte durch maximal kontrahierte Chromatophoren an. Durch derartige Präparate wird die Vermutung zur Gewißheit erhoben: an günstigen Stellen, d. h. wenn die Schnittebene parallel zu den Chromorhizen liegt, ist die Membran mit derselben Schärfe zu erkennen wie an pigmenthaltigen Chromorhizen. Diese selbst enthalten an färbbarer Substanz nur geringe Mengen gerinnselartiger Anhäufungen. Von Achsensträngen ist keine Spur zu sehen, was gut mit der schon betonten Anschauung zusammenstimmt, daß sie ihr deutliches Hervortreten hauptsächlich den sie begrenzenden Pigmentreihen verdanken, wenn sie nicht gar schon rückgebildet sind.

Es erübrigt sich wohl, noch näher auf die drei Strukturtypen der englischen Forscher einzugehen, zumal der erste deutlich als histologische Unmöglichkeit erscheint (vgl. ihre Fig. 23, 1904) und die beiden andern den richtigen Kern leicht herausfinden lassen. —

Eine besondere Berücksichtigung verdient die Augenstielchromatophore von *Praunus flexuosus* (Taf. III, Fig. 14 u. Textfig. 6). Am lebenden Tier sucht man vergeblich nach ihrem Körper: unmittelbar am Facettenrand erscheint ein starker Strang, der sich bald aufteilt und sehr gut entwickelte Endbäumchen bildet. Auf Schnitten ist erst

nach der Entpigmentierung festzustellen, was Chromatophorenpigment und was Retinulapigment ist. Letzteres ist nämlich außerordentlich resistenter gegenüber dem Alkohol-Glyzerin-Säure-Gemisch und zeigt noch keine Entfärbung, wenn die Chromatophore schon fast entpigmentiert ist. Außerdem erscheint es bei abgeblendetem Licht weiß reflektierend, das zum Teil entfärbte Chromatophorenpigment bleibt dunkel. Textfig. 6 zeigt die genauere Lage des Körpers im



Textfig. 6.

Längsschnitt durch den Augenstiel von *Praunus flexuosus*. Zeigt den Körper der Chromatophore mit den Kernen *K*, sowie zwei Chromorhizen *Chr*, die in der Hypodermis verlaufen. Leitz Oc. 3, Obj. 8.

Innern des Augenstiels und gibt zugleich ein Bild von der Art und Weise, wie die Chromorhizen zur Hypodermis emporsteigen. Da der Schnitt tangential, aber nicht in der Hauptachse des Augenstiels geführt ist, sind zwei Äste getroffen. —

Die Histologie der Decapodenchromatophoren behandeln Keeble und Gamble in ihrer letzten Arbeit. Auch hier treffen wir auf denselben Irrtum, wie er sich 1904 bei ihrer Schilderung des ersten Typs von *Praunus* zeigt. Sie geben folgende Beschreibung von ihnen:

"They consist in adult prawns and shrimps of a series of nucleated compartments, pyriform toward the centre of the chromatophore, and drawn out peripherally in branched tubular trunks, terminating tree-like in the intercellular spaces. The compartments are flat cells, or rather coenocytes, arranged generally in two concentric series, central and peripheral. Along a given radius there is continuity between central and peripheral cells. When contracted to the centre, the pigment is contained in the central cell in the form of a band or chromatophore in the botanical sense; in the expanded chromatophore the pigment has passed to the peripheral cell and its branches." Aus dieser reichlich unklaren Beschreibung kann man mit Gewißheit entnehmen, daß die englischen Forscher den Bau der Chromatophoren weit komplizierter deuten als er in Wirklichkeit ist. An gut gelungenen Flächenpräparaten erkennt man ohne große Mühe den Bau, der sich im Prinzip nicht von denen der *Praunus*-Chromatophoren unterscheidet. Wir finden hier die Schollenteilung wieder und die Kernverteilung an der Basis der Fortsätze, ohne daß es zu einer Sonderung in die konzentrischen Zellgruppen käme.

Sogar die Chromatophoren rein flüssiger Pigmente waren ungefähr in ihrem Bau zu erkennen. Geeignetes Material boten mit Flemmingscher Lösung fixierte *Mysis lamornae*; mit einiger Übung kann man die Struktur herausfinden. Natürlich lassen sich derartige Bilder nicht mit den tadellosen Schnittpräparaten von *Praunus* vergleichen.

Der Bau der Chromatophoren der dritten Gruppe bleibt bei allen Untersuchungsmethoden unerkennbar. Auch genaue Bezeichnung einer bestimmten Chromatophore vor der Konservierung ermöglicht nicht das Wiederfinden, wenn das Pigment durch die Fixierungsmittel zerstört ist. Ausgeschlossen ist die Untersuchung am lebenden Objekt, da die dichte Pigmentierung alle Struktureinzelheiten verdeckt.

Zum Schluß wäre noch auf ein eigenartiges drüsig erscheinendes Gewebe aufmerksam zu machen, das sich fast regelmäßig in der Umgebung der *Praunus*-Chromatophoren nachweisen läßt. Schon Keeble und Gamble heben die nahen Beziehungen zwischen den Chromatophoren und dem "glandular tissue" hervor, das jene umgibt. Es zeichnet sich durch außergewöhnlich große Kerne und stark färbbares Plasma aus (Taf. II, Fig. 9 *gl*). Am stärksten entwickelt ist es im Telson, das es als breites, nur aus einer Lage dieser Zellen bestehendes Band durchzieht. Geringer ist seine Ausbildung an den Dorsalchromatophoren der Abdominalsegmente, und an den vorderen Thoracalchromatophoren aus der Umgebung des Schlundes und der Antennenbasalglieder habe ich

es nicht gefunden. Somit scheint mir eine funktionelle Beziehung zu den Chromatophoren nicht vorzuliegen, obwohl die Bilder aus den Abdominalsegmenten die Möglichkeit einer solchen zu fordern scheinen. Doch vermag ich über die Funktion dieser Zellen nichts auszusagen.

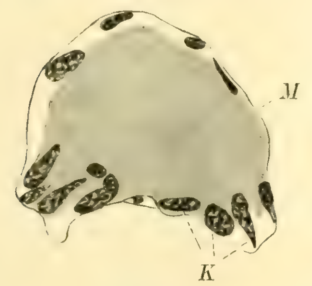
5. Zur Entwicklung der Chromatophoren.

Unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte, aus der ja auch die Frage nach der Struktur zu beantworten sein muß, verdanken wir KEEBLE und GAMBLE. An älteren embryologischen Arbeiten kommen in Betracht die von NUSBAUM (1887) über die Entwicklung von *Mysis chamaeleo* Thomps. und N. WAGNER (1896) über die von *Neomysis vulgaris*. NUSBAUM bringt nicht viel zur Sache Gehöriges. Er stellt in einem gewissen Entwicklungsstadium der Embryonen seiner Art (= *Praunus flexuosus*) im Thorax «à l'hauteur de chaque ganglion une accumulation de cellules, contenant une grande quantité d'un pigment brunoir» fest und beschreibt auch die neben den Ganglien liegenden des Abdomens. Die übrigen des Abdomens sowie die der Anhänge, die freilich erst in späteren Stadien auftreten, scheinen ihm völlig entgangen zu sein. Die Frage nach dem Ursprung der Chromatophoren läßt er unentschieden; möglicherweise entstehen sie aus Bindegewebszellen, wahrscheinlicher ist ihm aber ein «rapport génératique avec le cordon médian du système nerveux».

Beide Vorstellungen sind nach den Untersuchungen N. WAGNERS (1896) und der englischen Forscher unhaltbar. KEEBLE und GAMBLE verfolgten des näheren die Bildung und weitere Entwicklung einiger Chromatophoren aus der Nähe des Bauchstranges. Das erste Stadium bilden Proliferationen der Epidermis, die in die tieferen Gewebe einwuchern. Sie bestehen schon früh (bei *Praunus*-Embryonen von 2 mm Länge) aus "several cells surrounding a granular pigmented enucleate plasm" (1904, p. 305). Hier stoßen wir wieder auf die alte Schwierigkeit, die aus der irrtümlichen Anschauung vom Bau der Chromatophoren entspringt: über die Rolle des centralen, pigmentierten Plasmas erfahren wir nichts, ebensowenig von dem Zusammenhang der peripheren Zellen mit ihm. Unklar ist auch das Auftreten des Pigments in den kernhaltigen Zellen. Die weiteren Vorgänge sollen sich so abspielen: Diese Gruppe trennt sich schließlich von der Epidermis, während die Zellen zu Fortsätzen auswachsen und so die bekannte Gestalt gewinnen. KEEBLE und GAMBLE folgen hier also ganz den Anschauungen N. WAGNERS, dessen »Pigmentdrüsen« sich in dieser Weise als epidermoidale Bildungen entwickeln. Die Veränderungen, die dann noch an den

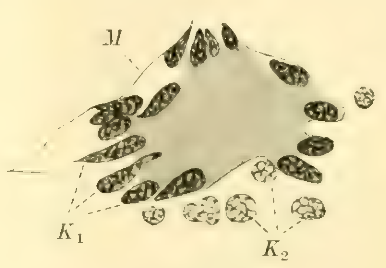
Chromatophorencentren auftreten, sind nur geringfügiger Natur; sie beschränken sich zumeist auf Vergrößerungen. Die Entwicklung der Chromorhizen erstreckt sich über längere Zeit hinaus; die Embryonen verfügen über eine weit geringere Zahl als Erwachsene, obwohl alle wichtigeren Centren schon ausgebildet sind. In der Pigmentversorgung macht sich nach KEEBLE und GAMBLE der Unterschied zwischen den Neural- und dorsalen Abdominalchromatophoren bemerkbar, daß bei jenen nur das dunkelbraune Pigment vorhanden ist (das weißgelbe der Erwachsenen stellt sich erst viel später ein), während diese nur mit dem reflektierenden gefüllt sind, dem das braune erst im späteren Verlauf der Entwicklung folgt.

Die jüngsten Embryonen, die ich untersuchen konnte, waren 2,4 mm lang. Die Chromatophoren sind auf diesem Stadium schon in die tieferen Lagen eingewandert; das Pigment ist sehr dicht. Textfig. 7 u. 8 zeigen Schnitte durch die Chromatophoren eines Embryos; 7 vom



Textfig. 7.

Schnitt durch die Chromatophore des Basalgliedes der zweiten Antenne eines *Praunus*-Embryo von 2,4 mm Länge. *K*, ihre Kerne; *M*, Membran.



Textfig. 8.

Schnitt durch die Chromatophore des dritten Abdominalsegments bei demselben Tiere. K_1, Chromatophorenkerne; K_2, Ganglienzellkerne; *M*, Membran der Chromatophore.

Basalglied der zweiten Antenne, 8 vom dritten Abdominalsegment. Bei beiden fällt der Reichtum an chromatischer Substanz sowie die Spindelform der Kerne auf, wodurch sie sich stark von den angrenzenden Kernen der Hypodermis und Ganglienzellen unterscheiden. Schon hier finden wir sie nach der Basis der erst schwach angedeuteten Chromorhizen zusammengedrängt. Die einheitliche Membran ist äußerst deutlich sichtbar; der von ihr umschlossene Raum wird nicht völlig vom Pigment ausgefüllt. Wir haben also hier schon fast die gleichen Bilder, wie sie uns die Chromatophoren erwachsener Tiere darbieten; nur die Einteilung in einzelne Schollen tritt noch nicht hervor. Von einem centralen Sack, der von den peripheren Zellen durchbohrt wird, ist nichts zu erkennen.

Die Chromatophoren treten schon frühzeitig in Funktion, wenn die Embryonen noch im Brutraum liegen; die Funktionsweise ist die gleiche wie die der Erwachsenen. Die aus den Pigmentverschiebungen resultierenden Farbenänderungen sind aber belanglos für die Färbung des Muttertieres, da sie durch die reichlich entwickelten Brutlamellenchromatophoren vollständig verdeckt werden.

Entstehen die Chromatophoren bei den Schizopeden aus der Epidermis, so steht das gleiche auch für die Decapoden zu erwarten; wir hätten dann mit MINKIEWICZ ein aktives Einwandern der Pigmentmentzellen in die tieferen Lagen anzunehmen. Nun gelten aber die Chromatophoren der Decapoden seit langer Zeit für mesenchymatische Zellen. Diese Anschauung erhielt eine wichtige Stütze durch die Befunde, die sich gelegentlich der Untersuchungen von BETHE, HOLMGREN NUSBAUM und SCHREIBER (1896—1898) über das subepitheliale Nervengeflecht der Crustaceen ergaben. Nun besteht hier aber eine große Zahl von Unklarheiten und Fehlern, für die wahrscheinlich die schwierigen Beobachtungsbedingungen verantwortlich zu machen sind. So stellt HOLMGREN (1898) die Chromatophoren durchweg als einkernige Zellen dar, multipolar wie die »BETHEschen Zellen«, und glaubt Übergänge von ihnen über oft teilweise pigmentierte zweifellos bindegewebige Zellen zu den »BETHEschen Zellen« festgestellt zu haben, aus denen er zu einer Identifizierung der beiden kommt. Es ist nun schwierig festzustellen, welche Zellen HOLMGREN als Chromatophoren gedeutet hat; ihre Einkernigkeit sowie die teilweise Pigmentierung der Übergangszellen bleiben rätselhaft. Jedenfalls stand für ihn die mesenchymatische Natur der Chromatophoren fest, und auch die übrigen oben genannten Forscher hielten sie für bindegewebige Elemente.

Die ganzen Überlegungen über diese Frage wären nach den Resultaten von WAGNER wie KEEBLE und GAMBLE an *Praunus* überflüssig, wenn nicht auch diese in ihrer letzten Schrift (1905, p. 5) von der Entwicklung der Chromatophoren an *Crangon vulgaris* behaupteten: "The earliest stage in their developmental history consists of a single stellate cell of the connective tissue." In derselben Arbeit heißt es von den Chromatophoren von *Hippolyte gaimardii*: "The branches of the chromatophores appear to fuse here and there with other branched cells of the connective tissue." Freilich kann man aus der Figur, auf die dort verwiesen wird, nichts Klares ablesen, aber man wird an die Bilder von HOLMGREN, BETHE usw. erinnert. Hier stehen wir aber vor der Frage, wie diese beiden Befunde zu vereinigen sind: bei den Schizopoden ectodermale, bei den Decapoden mesenchymatische Entstehung der Chro-

matophoren? Und wenn wir uns an die Ausbildung des primären Chromatophorensystems bei den Jugendformen der Decapoden erinnern, das mit dem der Schizopoden eine bis ins Einzelnste gehende Übereinstimmung aufweist, so scheinen Bedenken an der Richtigkeit der Beobachtung bei den Decapoden gerechtfertigt. Oder es müßte das sekundäre System bindegewebigen Ursprungs sein — eine Annahme, die großen Schwierigkeiten begegnet. Leider war ich nicht in der Lage, diese Verhältnisse aufzuklären, da es mir an Material fehlte. Ich erhielt zwar öfters eiertragende Weibchen von *Pandalus* und *Leander*, aber die Embryonen gelangten nicht zur Entwicklung: die Eier wurden trübe und unklar, worauf die Weibchen sie meist auffraßen, wenn sie sie nicht schon vorher gelegentlich einer Häutung mit abgestreift hatten.

6. Zur Innervierung der Chromatophoren.

Als letzte Aufgabe suchte ich die Frage nach der Innervierung der Chromatophoren zu entscheiden. Daß eine Innervierung vorhanden ist, wird durch die Versuche mit geblendeten Tieren, wie sie seit POUCHET jeder Forscher ausführte, evident erwiesen. Die Resultate dieser Experimente lassen sich kurz in die Tatsache zusammenfassen, daß geblendete Tiere die Fähigkeit des Synchromatismus verlieren, daß also Erregungen vom Auge aus entweder durch das centrale Nervensystem oder durch ein peripheres Nervennetz den Zustand der Pigmentverteilung regulatorisch beeinflussen. Nur fehlte bis jetzt die Sichtbarmachung der die Chromatophoren versorgenden Nerven, wenn wir von einer vereinzelten Notiz bei RETZIUS (1891) absehen. Die Innervation der Fischchromatophoren vermochte BALLOWITZ (1894) vermittelst der GOLGI-Methode an prächtigen Präparaten nachzuweisen; CHUN fand (1902) die Nervenversorgung der Cephalopodenchromatophoren an *Bolitaena*, wo die Fibrillen schon bei der einfachen Fixierung mit FLEMMINGscher Lösung mit überraschender Klarheit hervortreten.

Was nun speziell die Chromatophoren der Kruster anbetrifft, so hat allein RETZIUS bei seinen Untersuchungen über das Nervensystem der Decapoden auch ihnen seine Aufmerksamkeit zugewandt. Mit Hilfe der vitalen Methylenblaumethode kam er zu schönen Bildern von der Ausbildung des subepithelialen Nervennetzes, und so beobachtete er auch das Verhalten der Fasern zu den Chromatophoren bei *Palaemon squilla*. »Feinste perlschnurähnliche Fäserchen gehen nicht nur an den Chromatophoren vorbei, sondern legen sich den Fortsätzen derselben an und umspinnen sie sogar. Eine besondere Art von Endigungen wird zwar an ihnen nicht beobachtet, offenbar ist aber eine innige Berührung.

ein Kontakt vorhanden, woraus sich die physiologische Einwirkung der Nervenfasern auf die Chromatophoren erklären läßt." So sicher das auch klingen mag: beim Betrachten der dazu gehörigen Abbildung wird man doch kaum der Zweifel Herr, ob diese mannigfach geteilten Klümpchen und Fäserchen wirklich Nervenfasern sind. Um den Wert und die Leistungsfähigkeit der Methylenblaumethode zu erproben, fertigte ich eine sehr große Anzahl von Präparaten an[1] und erhielt unter zahlreichen Fehlschlägen einige sehr gute Nervenfärbungen, zumal an den inneren Uropoden (Taf. II, Fig. 10). An diesen Bildern konnte ich zunächst feststellen, daß am frischen Präparat eine innige Umspinnung der Chromatophoren oder ihrer Fortsätze nicht stattfindet, wenigstens nicht durch Elemente, die sicher als Nerven anzusprechen sind. Die Nerven färben sich als durchgehende Stränge, innerhalb deren mannigfaltige Differenzierungen wahrzunehmen sind, die ich aber nur zum Teil mit abgebildet habe. Die beiden feinen Fasern, die unter den Borsten aufhören, sind wohl als deren Nerven zu deuten, wobei sich dann wieder die bekannte Launenhaftigkeit der Methylenblaumethode darin kundgibt, daß der doch sicherlich auch an die dritte Borste herantretende Nerv nicht mitgefärbt ist. — Die Chromatophoren selbst zeigen nun zwar ein dichtes Anlegen an die Stränge, doch wage ich nicht zu entscheiden, ob der Zusammenhang wirklich physiologisch oder vielleicht nur topographisch ist.

Der Retziusschen Abbildung ähnliche Präparate erhielt ich mehrfach an Uropoden, die ich lebensfrisch in eine hellblaue Methylenblaulösung in Ringerscher Flüssigkeit gebracht hatte. Bei dieser Art der Anwendung ergaben sich vorzügliche Färbungen, in denen sich aber nach längerer Zeit Elemente blau färbten, die sicherlich nicht nervöser Natur waren. Diese überfärbten Stellen wiesen mit der Abbildung von Retzius eine große Ähnlichkeit auf: Retzius hat offenbar ein derartiges Ergebnis zu langer Färbung für ein Nervennetz gehalten, besonders da er mit langer Färbungsdauer gearbeitet hat (8—10—20 Stunden!). Ich erhielt die besten Färbungen schon nach 6 bis allerhöchstens 8 Stunden; danach blaßten sie schnell ab und das Gewebe zeigte Zerfallserscheinungen, wobei sich der Farbstoff in regelloser Weise hier und dort niederschlug.

Der in Taf. II Fig. 10 mit Methylenblau gefärbten Nerven der Uropoden wird man bei einiger Übung bereits am lebendfrischen Präparat

[1] entweder nach der Methode von Holmgren (1898) oder durch Färbung amputierter Stücke in einer stärkeren Lösung. Dauer und Konzentration sind von Fall zu Fall auszuprobieren.

ansichtig (Taf. II, Fig. 11), besonders am distalen Teil der Uropoden. Das Bild zeigt deutlich, wie die Chromatophoren ihre Ausläufer in der Richtung der Nerven erstrecken und wie innig die Chromorhizen die Nervenstränge vielfach auf weite Strecken begleiten. Nur scheint hier eine reine Lagebezeichnung zwischen Nerven und Chromatophoren zu bestehen, aus der man um so weniger auf funktionelle Verbindung schließen darf, als die hier in Betracht kommenden Nerven nachweislich in die Tastborsten der Uropoden gehen.

Schließlich wandte ich noch die Osmiumsäureschwärzung der Nervenfasern an und erhielt gute Dauerpräparate, an denen die soeben geschilderten Verhältnisse sich fixieren ließen. Es erfordert einige Übung, die Dauer der Einwirkung richtig abzuschätzen; gut gelungene Präparate zeigen die Nerven als geschwärzte Stränge in dem helleren Gewebe. Da zugleich die Chromatophoren wenigstens zum Teil fixiert werden, erhält man gute Übersichtsbilder, die in Glyzeringelatine eingeschlossen werden können. Taf. III, Fig. 15 zeigt ein solches Präparat, dessen mittleren Bezirk Taf. III, Fig. 16 in stärkerer Vergrößerung wiedergibt. —

So können meine Untersuchungen die Innervierung der Chromatophoren nicht überzeugend dartun, und es bleibt späteren Forschungen vorbehalten, den Wert der hier beschriebenen Zusammenhänge zwischen Nerven und Chromatophoren zu entscheiden. Ich selbst glaube nicht, daß wir hier die Wege der Reizleitung vor uns haben; einwandfreie Resultate werden sich vielleicht bei Anwendung der Golgi-Methode ergeben, auch wäre die Nilssonsche Modifikation der Fischelschen Alizarinfärbung (1910) in Betracht zu ziehen, mit der bei Polychaeten so schöne Ergebnisse erzielt worden sind.

II. Teil.

Biologische Beobachtungen und Versuche.

Im Verlauf meiner Studien an den Chromatophoren der verschiedenen Crustaceen hatte ich Gelegenheit, mancherlei biologische Beobachtungen zu machen. Der außerordentliche Typenreichtum der Kruster mit ihren überaus mannigfachen Anpassungen an die verschiedensten Lebensbedingungen läßt sie als eine der interessantesten Tiergruppen erscheinen, deren Lebensäußerungen eine Fülle von Problemen enthalten. Zu umfassenden systematischen Beobachtungen ist ein Aufenthalt am Meere wohl unerläßlich, und gegenüber der Menge der dort möglichen Feststellungen mögen die Berichte aus Binnenlandslabora-

torien lückenhaft genug erscheinen; immerhin halte ich es für angebracht, über meine Beobachtungen an Mysideen und Decapoden unter natürlichen wie unter experimentell veränderten Bedingungen zusammenhängend zu berichten.

1. Mysideen.

Schizopoden sind bisher nur wenig in der Gefangenschaft beobachtet und überhaupt wohl noch nicht längere Zeit hindurch gehalten worden; daher scheint es mir angebracht, einige allgemeinere Angaben über ihre Lebensweise zu machen, bevor ich zu den einzelnen Beobachtungen übergehe. Die verschiedenen Gattungen und Arten, die mir zur Verfügung standen, habe ich im ersten Teil schon aufgezählt. Von allen diesen kommen als Versuchstiere *Praunus flexuosus* und *Neomysis vulgaris* am meisten in Betracht. Es sind robuste Formen, die keinerlei besondere Anforderungen an die Pflege stellen und vor allen Dingen wegen ihrer bedeutenden Größe ein vorzügliches Beobachtungs- und Demonstrationsmaterial abgeben. Die andern Formen, insbesondere die Siriellen, standen mir auch nie in den Mengen zu Gebote, wie *Praunus*, und daß sie zum größten Teil infolge der Unbilden, denen sie bei den Untersuchungen über die Vorgänge an den Chromatophoren ausgesetzt waren, eingingen, habe ich schon erwähnt. So blieben mir für systematische Beobachtungen nur *Praunus* und *Neomysis*.

Diese Tiere erhielt ich regelmäßig aus Helgoland, und zwar zu allen Jahreszeiten, ausgenommen im Hochsommer bei großer Hitze. Während eine niedrige Wassertemperatur (im Winter nur 3—4°) ihnen gar nicht schädlich ist, zeigen sie sich äußerst empfindlich gegen hohe Wärmegrade, deren Wirkung durch den Mangel an frischer Luft noch wesentlich verstärkt wurde, so daß öfters fast der gesamte Bestand tot anlangte. Die günstigte Zeit für die Sendungen sind die Monate März bis Mai: einerseits sind dann keine schädlichen Temperaturen zu befürchten, und andrerseits erhält man zu dieser Zeit trächtige Weibchen, deren Embryonen sich gut weiterentwickeln. Bei günstigem Wetter war die Zahl der unterwegs Gestorbenen nur gering, wenngleich sich ihre genaue Anzahl nie mit Sicherheit feststellen ließ, da die Leichen sehr bald von den andern gefressen werden. Wie ich später feststellen konnte, haben die Mysideen zu allen Zeiten ein äußerst lebhaftes Nahrungsbedürfnis, das wohl seinen Grund in dem Umstand hat, daß sie auf einmal nur sehr wenig aufzunehmen imstande sind. Auch ist bei ihrer Lebhaftigkeit und steter Bewegung ein reger Stoffwechsel anzunehmen. Während der ersten Tage gehen dann noch manche Tiere ein, ohne daß ich dafür

bestimmte Gründe hätte herausfinden können. Was nach etwa 8 Tagen lebt, kann für gut eingewöhnt gelten und hält sich dann oft monatelang. Nur die Zeit der Häutung ist immer eine äußerst kritische Periode, und daran gehen sie noch nach langer Gewöhnung in der Gefangenschaft zugrunde.

Die Aquarien, in denen ich sie hielt, hatten bei 38 . 25 cm Grundfläche eine Höhe von etwa 23 cm; den Boden hatte ich ein paar Zentimeter hoch mit Sand bedeckt, auf dem sich fast regelmäßig ein dichter Rasen von kleinen Ulvenpflänzchen entwickelte. Außerdem brachte ich meist ein paar mit *Fucus* besetzte Steine hinein. Es wurde ständig durchlüftet, was besonders im Sommer notwendig ist. Bei wenigen Exemplaren oder jungen Tieren genügte dichte Algenbesetzung vollauf zur Produktion des nötigen Sauerstoffs. So hielt ich frisch ausgeschlüpfte Junge von *Praunus* mehrere Wochen lang in den bekannten runden Färbegläsern für Objektträger, worin sie prächtig gediehen, bis sie groß genug waren, um ohne Gefahr mit den Alten zusammengebracht werden zu können. Die Wassertemperatur schwankte zwischen 15,5° und 20°, wurde aber möglichst auf einen konstanten Durchschnitt von 17—19° gehalten. Das war im letzten Sommer nicht immer möglich; die Temperatur stieg da oft auf über 25° und infolgedessen gingen die Tiere in größerer Anzahl ein. Die Tiere der Wintersendungen wurden allmählich an die im Aquarium herrschende Temperatur gewöhnt. Auch auf den Salzgehalt achtete ich und konnte dabei konstatieren, daß sie selbst gegen große Differenzen nicht empfindlich sind. Das Nordseewasser unsres Aquariums hat eine Konzentration von 27,5—28 ‰; in den kleineren Becken und Gefäßen steigt sie mitunter bis 31,5 ‰, in andern beträgt sie unter Umständen kaum 27 ‰, ohne daß die Unterschiede den Tieren im geringsten nachteilig sind. Im Frühjahr 1910, nach einer langen Regenperiode, kam eine Sendung in Wasser von knapp 20 ‰. Zufälligerweise waren die Tiere vor der Messung schon in unsre Becken versetzt worden, so daß ich einen höheren Prozentsatz von Sterbenden befürchtete, aber die *Praunus* ertrugen den plötzlichen Wechsel ohne Schaden und hielten sich ausgezeichnet.

Einen Wechsel des Wassers habe ich nach Möglichkeit vermieden; weder durch Excremente noch durch Futterreste wird es so stark verunreinigt, daß die Notwendigkeit dazu vorläge. Ebensowenig entfernte ich den Algenbesatz von den Wänden; denn dort entwickelt sich eine reichhaltige Fauna von Protozoen und Copepoden, die zumal für die kleineren Mysideen eine wertvolle Ergänzung des dargebotenen

Futters bedeutet. Als Hauptfutter bekamen sie *Mytilus*-Fleisch (gekochtes nehmen sie lieber als rohes, das sie wegen des Schleimes nicht zu zerkleinern vermögen) und zeitweise geschabtes Pferdefleisch. Ab und zu siebte ich ihnen aus andern Becken größere Mengen von Copepoden aus, die sie sehr gern annahmen. Sie mußten oft gefüttert werden, besonders im Sommer; im Winter dagegen kann man ihnen schon den Vorrat für den ganzen Tag mit einem Male geben. Auf die Art der Nahrungsaufnahme soll später noch eingegangen werden (s. Abschn. b).

Zum Sauberhalten der Aquarien empfiehlt es sich, ein paar kleine Paguriden mit hineinzusetzen. Sie sind harmlos und erweisen gute Dienste durch die Vertilgung von Abfällen und Speiseresten.

a. Mysideen in Bewegung und Ruhe.

Ein Aquarium voll lebender *Praunus* bietet ein äußerst anziehendes Schauspiel. Sie schwimmen unter wellenförmig flimmernden Schlägen der Thoracalexopoditen, wodurch sie sich bald auf einer Stelle halten, bald ziemlich schnell vom Platz bewegen. Dabei macht sich die eigentümliche Erscheinung bemerkbar, daß mit der Schnelligkeit des Schwimmens sich auch ihre Lage im Wasser ändert. Bleiben die Tiere ungefähr auf einer Stelle stehen, so bildet ihr Körper mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 35°; bei schnellem Schwimmen nach einem gleichhohen Punkte hin nähert sich dieser Winkel fast dem rechten: das Tier schwimmt beinahe horizontal. Wenn sie nicht gerade gefüttert oder sonstwie gestört werden, halten sie sich wie in der Freiheit gern in größeren Gesellschaften auf, und dann »stehen« diese Scharen mit großer Vorliebe unter überhängenden Braunalgenblättern, wobei die parallelen Gestalten mit der charakteristischen Doppelbiegung einen belustigenden Eindruck machen.

Einen Einfluß der Farbe des Untergrundes auf die Haltung habe ich nicht feststellen können. Keeble und Gamble beschreiben (1904, S. 345) für *Mysis inermis* eine aufrechte "at attention"-Stellung, die durch weißen Untergrund bewirkt wird. Ihnen schließt sich Bauer (1908) an. Diese Haltung nehmen *Praunus flexuosus* aber regelmäßig als Normalstellung ein, wobei die Farbe des Bodens irrelevant ist. Vielfach sieht man sie auch mit großer Stetigkeit am oberen Rand des Wassers hin und her schwimmen, wobei sie keine Seite zu bevorzugen scheinen. Eine ähnliche Vorliebe von frisch gefangenen Garneelen für dies an den Wänden Herschwimmen glaubt Doflein (1910, S. 54) auf den Reiz ihres eignen Spiegelbildes zurückführen zu müssen. Auf mich hat das Betragen der Tiere nicht den Eindruck gemacht, auch

glaube ich nicht, daß hier eine phototaktische Erscheinung vorliegt, sondern ich halte es mit FRANZ (1910c) einfach für »ein Fliehenwollen ins Weite«.

Wir betreten hier das schwierige Gebiet der phototaktischen Erscheinungen, die im Leben der Tiere eine große Rolle spielen und experimentell so unendich schwer richtig zu fassen sind. Welche Faktoren dabei in Betracht kommen, zeigen die schönen Untersuchungen von BAUER (1908), aus denen hervorgeht, daß dasselbe Tier je nach dem Adaptationszustand seiner Augen positiv oder negativ phototaktisch sein kann, daß also der Phototropismus, weit entfernt eine primäre Eigenschaft zu sein, eine komplizierte Anpassung des Organismus an die Umwelt darstellt. Deshalb lassen sich auch keine allgemein gültigen Schlüsse aus dem an einer Species beobachteten Verhalten ziehen, wie denn BAUER darauf hinweist, daß die pelagische *Macropsis* unter allen Umständen positiv phototaktisch ist oder, mit FRANZ zu reden, ins Weite strebt. —

Praunus ruht verhältnismäßig selten, am wenigsten in der ersten Zeit der Gefangenschaft. Später sieht man sie öfters an Algenblättern sitzen; gern wird auch das etwas schräg stehende Hartgummirohr der Durchlüftung als Ruhesitz benutzt. Überhaupt wählen sie schräge Stützen; nur äußerst selten sitzen sie horizontal. Im Gegensatz zu Garneelen lassen sie sich nie so nieder, daß der Kopf tiefer liegt als das Abdomen. Während der Ruhe stützen sie sich auf die Endopoditen der Thoracalbeine, indem die Außenäste leicht weiterschlagen. Auf dem Boden ruhen die Tiere nur selten; es scheinen besondere Bedingungen aber doch manchmal eine Ansammlung sämtlicher Individuen auf dem Boden zu bewirken. Ich konnte das ein paarmal beobachten und es schien mir, als sei hier eine Abhängigkeit vom Luftdruck zu konstatieren: es waren Tage starker barometrischer Depressionen, an denen die Erscheinung auftrat. Natürlich können hier nur sorgfältige vergleichende Beobachtungen unzweideutige Resultate ergeben.

Während der Ruhestellung werden die ersten Antennen schräg nach oben gerichtet, die zweiten sichern fortwährend die Umgebung ab; sie scheinen für die allgemeine Orientierung eine große Rolle zu spielen.

Wird nun das Tier durch irgendwelche Reize zum Schwimmen veranlaßt, so schlagen die Schwimmäste schneller und kräftiger, die Innenäste lassen die Unterlage los und das Tier gleitet mit stetiger Geschwindigkeit durch das Wasser. Die Antennen werden dabei geradeaus gehalten; bei schnellerem Schwimmen biegen sich die Geißeln

nach hinten um, ähnlich wie es Doflein bei *Leander xiphias* abbildet; nur fällt es bei den kurzen *Mysis*-Geißeln nicht so auf, zumal auch der Stamm relativ sehr viel länger ist. Während des Schwimmens sind die Uropoden nur wenig gespreizt. Wendungen vollführen sie leicht und schnell durch Regulierung des Ruderschlages; ebenso gewandt sind sie beim Steigen, wobei man die Richtungsänderung des Schwimmfußschlages verfolgen kann. Schwierigkeiten bereitet ihnen dagegen das Abwärtsschwimmen. Wenn sie gefüttert werden, hat man mannigfach Gelegenheit zu beobachten, in welcher Weise sie ein sinkendes Fleischstück zu erhaschen suchen: während sie, bevor sie es percipieren, in der Normalhaltung schwimmen, biegen sie, wenn das Stück vor ihnen sinkt, plötzlich mit einer scharfen Bewegung zwischen Thorax und Abdomen den Vorderkörper nach unten und erreichen damit auch oft ihren Zweck. Ist das Stück inzwischen aber schon zu tief gesunken, als daß sie es mit dieser Bewegung hätten erhaschen können, so müssen sie sich bei der Verfolgung sehr anstrengen, und doch fördert die Bewegung nur wenig, so daß die Verfolgung meist bald aufgegeben wird. Ein fast senkrechtes Abwärtsschwimmen habe ich nur in dem Falle konstatieren können, wenn das Tier mit dem Kopfende die Glaswand des Aquariums berührt: dann führt der Ruderschlag des anfänglich horizontal gerichteten Tieres zu einer Abwärtsbewegung.

Analog den Decapoden verfügen auch die Mysideen über eine Schnellbewegung, die auch bei ihnen als Schreck- und Fluchtreaktion zu bezeichnen ist. Bei *Praunus* geht die Richtung des Sprunges entschieden nach hinten—oben, so daß die Tiere häufig aus dem Wasser springen. Im Verhältnis zur Größe des *Praunus* ist der Sprung bedeutend weiter als z. B. der der Garneelen, und da sie sich meist mit mehreren Sprüngen fortschnellen, entschwinden sie dem Beobachter oft völlig aus den Augen. Auch erfolgt die Reaktion auch bei lange eingewöhnten Tieren sehr viel häufiger als bei den Garneelen, und schon die plötzliche Annäherung der Hand an die Aquariumwand (natürlich ohne Berührung oder gar Erschütterung) löst den Reflex aus. Auf Berührungsreize reagieren Ausgewachsene kaum je mit dem Sprung; man kann sie während des Schwimmens mit einem Glasstab stören und beiseite drängen, ohne daß die Reaktion erfolgte. Um so empfindlicher sind sie gegen Erschütterungen, und Schläge gegen die Unterlage oder Klopfen an die Wände veranlaßt den größten Teil der Tiere zum Springen. Dabei machen sich dann individuelle Verschiedenheiten bemerkbar: während bei wiederholtem Klopfen die meisten allmählich stumpfer werden und in keiner Weise mehr auf die neuen Reize reagie-

ren[1], werden andre reizbarer und springen mit heftigen Bewegungen über die Wasseroberfläche hinaus, schnellen auch oft noch umher, nachdem die Erschütterungen aufgehört haben. Sie kommen dann nur schwer wieder zur Ruhe, und erneute Reize, mögen sie auch nur ganz schwach sein, lösen wieder die heftigsten Reaktionen aus. Es sind übrigens nicht ein paar bestimmte Individuen, die immer derartig »nervös« sind, sondern ein Tier, das sich heute sehr schnell an das Klopfen gewöhnt, kann morgen äußerst empfindlich gegen die Erschütterungen sein. Über die Gründe zu diesen Verschiedenheiten vermag ich nichts Genaues zu sagen. Vielleicht ist die Richtung der Stoßstrahlen und der Winkel, unter dem sie auf die Statocysten auftreffen, nicht bedeutungslos.

Außer als Fluchtreaktion bei der schnellen Annäherung eines fremden Gegenstandes und als Reflex bei Erschütterungen des Wassers wird diese energische Bewegung beobachtet, wenn das Tier sich aus einer unangenehmen Lage zu befreien sucht, z. B. aus dichtem Algengewirr oder aus dem Schälchen während der Untersuchung. Schließlich habe ich sie auch dann sehr oft gesehen, wenn die Tiere bemüht waren, von dem hineingehängten Fleisch passende Stückchen abzureißen. In diesem Falle ist die beträchtliche Kraftentwicklung augenfällig; denn mit der Bewegung reißen sie das Fleisch samt den daran sitzenden Mysiden um mehrere Zentimeter mit sich fort. —

Über die Funktion des Schwanzfächers soll in Abschnitt c berichtet werden (S. 57 ff.).

b. Die Nahrungsaufnahme.

Daß die frisch eingetroffenen Tiere gleich gierig ans Futter gehen, habe ich im allgemeinen Teil schon erwähnt. Hier kann ich hinzufügen, daß sie eigentlich immer hungrig sind und fortwährend fressen können. Die Kleinheit des Magens gestattet bei ihnen keine Aufspeicherung einer großen Nahrungsmasse, wie wir es z. B. bei den Garneelen sehen, und die Verdauung geht so schnell vonstatten, daß er bald wieder geleert ist. So gewöhnen sich die Tiere auch sehr schnell an das dargereichte Futter, wobei sie gar nicht wählerisch sind, so daß die Fütterung keine Schwierigkeiten bereitet.

Beim Füttern verfuhr ich in der Regel so, daß ich kleine Partikel des Fleisches in das Wasser warf und möglichst dafür sorgte, daß jedes Tier sein Teil bekam. Sobald sie Witterung von dem Fleisch haben,

[1] Ebenso Bauer (1908): »nach mehrmaliger Wiederholung des Reizes bleibt der Erfolg bald aus.«

schwimmen sie mit weit geöffneten Innenästen unruhig und ziellos umher; wenn sie ein Stück erspäht haben, fahren sie schnell darauf zu und umgreifen es zunächst mit sämtlichen Endopoditen, so daß sie es in sicherem Gewahrsam haben. Dann erst packen die Mundwerkzeuge zu, und nun wird die Beute zerkleinert und gelangt in den Magen, der nach außen deutlich durchschimmert. Sobald der Nahrungsbrei den Magen verläßt, fällt dieser zu einem kleinen schwärzlichen Fleck zusammen, während er vorher als ausgedehnter gelblichroter Sack weit vorn im Thorax sichtbar war. Die ganze Nahrungsaufnahme geht während des Umherschwimmens vor sich; nur selten habe ich gesehen, daß sich ein Tier beim Fressen setzte. Sie sind imstande, ansehnliche Lasten ohne merkliche Einbuße an Gewandtheit und Schnelligkeit mit sich zu schleppen; so beobachtete ich oft Exemplare, die Mantelstücke von *Mytilus* von gut 1 qcm Größe mit sich trugen und energisch gegen die Angriffe der andern verteidigten. Einmal gefaßte Beute lassen sie sich nur schwer abjagen, solange sie noch selber daran fressen. Ergötzliche Szenen brachten die steten Angriffe eines kleinen *Cyclopterus lumpus* von etwa 2 cm Länge, den ich längere Zeit mit einem Schwarm *Praunus* zusammen hielt, auf die beutebeladenen, trotzdem aber viel gewandteren Mysideen. Jedesmal wenn der kleine Fisch zum Zuschnappen dicht herangekommen war, brachten die Krebse ihre Beute durch einen Sprung in Sicherheit, und nur selten ließen sie das Fleisch fahren, das dann dem *Cyclopterus* zufiel.

In der Freiheit nähren sich die Mysideen größtenteils wohl von Plankton. Dafür spricht ihre Art und Weise, mit reusenartig geöffneten Innenästen der Thoracalbeine umherzuschwimmen, wenn sie Nahrung gewittert haben. Durch häufige Fütterung mit Copepoden und Cladoceren (auch Süßwasserformen!) suchte ich ihnen möglichst naturgemäße Nahrungsaufnahme zu ermöglichen. Dabei stellte sich heraus, daß sie diese kleinen Kruster sehr gerne fressen; nur große Daphnien bieten ihnen wegen der harten, glatten Schale keinerlei Angriffspunkte, so daß man oft zu beobachten Gelegenheit hat, wie sie eine große *Daphnia* lange hin und her wenden, sie schließlich aber doch immer wieder freigeben. Copepoden dagegen werden ohne weiteres gefressen. Die Fangmethode ist bei allen Individuen die gleiche: sie fahren zwischen den Schwarm und unter überraschend gewandten Wendungen erhaschen sie nach und nach eine ganze Anzahl von Tieren, die sie in ihrer engen Reuse festhalten und nacheinander fressen.

Die kleineren Formen sowie die Jungtiere fütterte ich mit winzigen Bröckchen, die sie ganz nach der Art der Alten im Umherschwimmen

fraßen. Doch nahmen sie nur sehr wenig Futterfleisch. Ihre Nahrung bestand der Hauptsache nach aus der reichlichen Tierwelt, die das Algengewirr und die Algenrasen der Wände bevölkerte. Aus einer hierfür angesetzten Kultur fütterte ich sie regelmäßig mit Infusorien und Rotatorien. Auch füllten sie sich den Magen wahllos mit Detritus vom Boden an, so daß er oft als schwarzer Sack erschien. Da sie dabei vorzüglich gediehen, nehme ich an, daß sie auch in der freien Natur ähnlich leben.

c. Zur Kenntnis der Sinnesorgane.

Beim Erkennen der Beute spielen für die Mysideen die Augen eine große Rolle; außer ihnen dienen die »Geruchsantennen« zur Wahrnehmung der Nahrung. Es dürfte nicht ganz leicht sein, experimentell die Teilnahme des optischen wie des chemo-receptorischen Apparates an der Perception der von der Nahrung ausgehenden Reize abzugrenzen und so zu entscheiden, welchem die größere Wichtigkeit zukommt. Immerhin lassen sich durch verschieden kombinierte Amputationen gewisse Resultate erzielen; so ist Doflein (1910) auf Grund planmäßiger Versuche zu dem Ergebnis gelangt, daß bei den Garneelen die Augen weit mehr an dem Finden der Nahrung beteiligt sind, als bisher meist angenommen wurde.

Noch mehr ist das nun bei den mir bekannten Mysideen der Fall, die noch dazu durchaus Tagtiere sind. Die Garneelen sind als Bodentiere zum großen Teil Aasfresser, und so sind sie auf dessen chemische Wahrnehmung durch die Geruchsantennen angewiesen, da die Form ihnen wohl nur in den seltensten Fällen durch Erfahrung bekannt sein wird. Die Schizopoden sind aber ausschließlich Schwimmformen, die in den weitaus meisten Fällen ihre Nahrung dem umgebenden Wasser entnehmen. Man könnte nun der Meinung sein, daß die Nahrungspartikelchen durch den Ruderschlag und die Bewegung der Mundgliedmaßen einfach herbeigestrudelt werden, wobei weder die Augen noch die »Geruchsgruben« in Funktion treten. Das trifft aber nur für kleine Formen bis zu einem gewissen Grade zu; wenigstens erhält man den Eindruck, wenn man sie bei ihrem Absuchen von Algenbüscheln verfolgt: daß den größeren Formen aber die Augen wesentliche Dienste leisten, wird einem klar, wenn man sie bei der Jagd auf Copepoden beobachtet. Hier erblicken sie sicherlich ihre Beute, die sie dann verfolgen. Wenn es nur chemische Reize wären, die von den Beutetieren ausgehend, die chemoreceptorischen Sinnesorgane affizieren, so müßte die Reaktion bei der Fütterung mit Copepoden erst nach längerer Zeit

erfolgen als bei der Fütterung mit gekochtem *Mytilus*-Fleisch, von dem doch sicherlich viel stärkere chemische Reize ausgehen. Nun sehen wir aber, daß die Mysideen die kleinen Beutetiere viel eher bemerken und finden als das Fleisch. Zum Überfluß lassen die der Antennen beraubten Tiere während der Jagd auf *Cyclops* keinerlei Unterschiede gegen die normalen bemerken: ein schlagender Beweis für die untergeordnete Rolle der chemischen Reize bei dieser Gelegenheit. Ich stellte als Gegenversuche Fütterungsexperimente mit geblendeten Tieren an, und da trat klar zutage, daß der Mangel der Augen es ihnen unmöglich machte, Copepoden zu erhaschen, abgesehen von einigen sichtlich zufälligen Erfolgen. Von einer Wirkung chemischer Reize war nichts zu bemerken: die geblendeten *Praunus* wurden erst aufmerksam, wenn sie unmittelbar an Gliedmaßen oder Antennen mit den Krebschen in Berührung gerieten. Dann machten sie sofort Greifbewegungen, aber ziellos ins Blaue hinein und ohne Erfolg. Von eingeworfenen Fleischstückchen nahmen sie nur Notiz, wenn es ganz dicht an ihnen vorbeisank; sie verrieten aber keine genaue Kenntnis von der Vorstellung, wo sie es denn eigentlich zu suchen hatten. Ganz anders verhalten sich die normalen Tiere. Sie erblicken das Fleisch und bemühen sich, es mit Hilfe zweckmäßiger Bewegungen zu ergreifen.

An dem Verhalten dem eingeworfenen Fleisch gegenüber kann man die Lernfähigkeit der *Praunus* konstatieren: in der ersten Zeit der Gefangenschaft reagieren sie viel langsamer als später, und da liegt die Deutung nahe, daß die optischen Reize von dem ihnen noch unbekannten Fleisch allein nicht imstande sind, den Fangreflex auszulösen, sondern daß sie durch die chemischen, die erst nach längerer Zeit wirken, unterstützt werden müssen; nach längerer gleichbleibender Fütterung lernen sie durch die Gewöhnung den optischen Eindruck mit Erinnerungsbildern zu kombinieren und somit erfolgt dann das Zufassen auch ohne Abwarten der chemischen Reize.

Es gilt dies aber nur, solange das Fleisch sich noch in Bewegung befindet. Liegt es schon auf dem Boden, dann ist es den Augen entzogen und es scheinen allein die Geruchsantennen die Reize zu vermitteln. Normale Tiere schwimmen oft dicht über dem Boden hin, allerlei Partikel aufnehmend, die sie mit den Mundgliedmaßen betasten und von allen Seiten prüfen, um sie schließlich zu fressen oder fallen zu lassen. Ihr chemischer Sinn scheint sie dabei nicht zu leiten; denn der Antennen beraubte Tiere benehmen sich genau so. Anders aber, wenn sie bei ihrem richtungslosen Schwimmen in die Nähe eines Fleischstückes kommen. Normale Tiere stutzen dann sichtlich auf eine Ent-

fernung von 2—3 cm, wenden und schwimmen ziemlich geraden Wegs auf das Fleisch zu, das sie mit Sicherheit ohne weiteres Tasten aufnehmen. Bei antennenlosen Tieren dagegen ist von einer plötzlichen Richtungsänderung bei der Annäherung an einen Fleischbrocken nichts zu merken. Sie sind bei seinem Auffinden lediglich auf den Zufall angewiesen, der sie in einer Entfernung von nur wenig Millimetern vorbeiführen muß; und da scheinen es eher direkte Berührungsreize zu sein, die ihnen die Kenntnis vermitteln als chemische, deren Organe an den Mundgliedmaßen zu suchen sind. Geblendete, aber im Besitz der Antennen befindliche Individuen verhalten sich beim Auffinden der am Boden liegenden Nahrung ähnlich wie die normalen: sie machen kehrt, wenn sie im Begriff waren, daran vorbeizuschwimmen, und folgen den chemischen Reizen, bis sie, allerdings unter mehrfachem Abweichen und unsicherem Tasten das Fleisch finden.

Aus diesen Beobachtungen können wir also folgende Schlüsse ziehen auf die Art und Weise, wie die Mysideen ihre Nahrung wahrnehmen: entsprechend den beiden Gruppen (lebende und tote Objekte), aus denen diese besteht, und den durch deren Verschiedenheit bedingten Fangmethoden verfügen *Praunus* und verwandte Formen zu ihrer Wahrnehmung über zwei Sinnesapparate. Kleinere Beutetiere, die frei im Wasser umherschwimmen, percipieren sie mit den Augen; die Geruchsantennen spielen dabei keine sichtbare Rolle. Die Nahrung dagegen, die sie sich vom Boden aufsuchen, affiziert hauptsächlich die chemoreceptorischen Organe (es handelt sich doch immer um tote organische Stoffe) und durch die Augen wird nur ein schnelleres Finden bewirkt, besonders wenn die Reize von auffallend gefärbten Objekten ausgehen.

Die Amputation der Augen bedeutet bei *Praunus* einen viel schwereren Eingriff als bei den Garneelen, und die Tiere gehen oft an der Verletzung zugrunde. Es ist notwendig, erst ein Auge zu amputieren und nach einigen Tagen, wenn die Folgen überstanden sind, das andre. (MINKIEWICZ [1908] fand bei *Hippolyte* mindestens zwei Tage Zwischenzeit nötig.) Aber auch bei Beobachtung dieser Maßregel gingen sie oft ein; ich mußte es mir daher versagen, näher auf diese Versuche einzugehen, da ich mein Material für andre Zwecke brauchte. Die Folgeerscheinungen, die nach der Operation eintreten, sind wohl zumeist auf Verletzungen des Gehirns zurückzuführen. So ist häufig eine eigentümliche Zwangsbewegung zu konstatieren, die oft stundenlang anhält: in der normalen Haltung drehen sich die Tiere um sich selbst, wobei

das Abdomen seinen Ort kaum ändert, so daß der Rücken ungefähr einen Kegelmantel beschreibt. Unmittelbar nach der Operation sinken sie meist zu Boden; wenn sie sich erholt haben, fallen sie oft in Manegebewegung, deren Richtung in engen Beziehungen zu der Seite steht, die operiert wurde: es werden nämlich die Schwimmäste der Gegenseite gehemmt, die derselben Seite schlagen weiter und bewirken das Kreisen. Nach einigen Stunden haben diese Erscheinungen gänzlich aufgehört. Es bleibt aber eine allgemeine Hinfälligkeit bestehen, die sich z. B. im Eingehen der Tiere bei den Häutungen äußert.

Über die Funktion der Statocysten liegen schon eine größere Zahl von Beobachtungen vor, so daß ich nur auf die Arbeiten von HENSEN (1863) und BAUER (1908) hinzuweisen brauche. Frappiert hat mich die überaus schnelle Gewöhnung an den neuen Zustand bei Exemplaren, denen ich die inneren Uropodenäste amputiert hatte. Außer einer anfänglichen Shockwirkung waren fast keine Folgeerscheinungen zu konstatieren. Die Tiere zeigten in den ersten Tagen eine stärkere Neigung zum Stillesitzen, die bei einzelnen Exemplaren so weit ging, daß sie sich nicht einmal beim Herausheben ihres Ruhepunktes aus dem Wasser losließen, was normale Tiere regelmäßig tun. Nach einigen Tagen aber benahmen sich die Tiere ganz normal. Daß mit der Amputation der Statocysten ein dauernder Verlust der Irritabilität gegen Erschütterungen verbunden ist, hat schon HENSEN (1863) ausfindig gemacht.

d. Über Farbenvarietäten.

Durch Versuche mit verschiedenfarbigem Untergrund und verschiedener Beleuchtungsintensität erzielte ich bei *Praunus flexuosus* die bekannten Schattierungen, die aus den Pigmentbewegungen resultieren. Die Unfähigkeit geblendeter Tiere zum Synchromatismus ist für sämtliche untersuchte Kruster bekannt. Die Tatsache aber, daß eine Anzahl gefangener Tiere nie bei allen Exemplaren die gleichen Farbentöne zeigt, beweist, daß wir keine einfache Farbenanpassung an die Umgebung vor uns haben.

Zunächst zeigt sich schon ein ausgesprochener Unterschied der Geschlechter in bezug auf die Ausbildung der Chromatophoren. Schon KEEBLE und GAMBLE konstatieren (1904, S. 301): "... the females exhibit the arborescent pattern in a more luxuriant and better defined form than do the males." Die Unterschiede liegen hauptsächlich in den Chromatophoren des Nervenstranges. Diese reichen mit ihren Ausläufern bei den Weibchen weit an den Flanken herum, bei den Männchen

dagegen haben sie nur kurze Fortsätze, die sich fast nur auf der Ventralseite reichlich verzweigen, so daß sie in der Form eines breiteren oder schmäleren Bandes das Bauchmark begleiten. Sollte durch die stärkere und bessere Pigmentierung der Weibchen eine bessere Farbenanpassung gewährleistet werden, so könnte man als Grund dafür allenfalls Selektion annehmen, da sie wegen der Brutpflege eines stärkeren Schutzes bedürfen, als die Männchen, die von der Sorge für die Nachkommenschaft befreit sind.

Neben dieser sexuellen Verschiedenheit in der Färbung, die die Erkennung der Geschlechter schon auf größere Entfernung ermöglicht, finden sich aber noch andre, auffallendere, für deren Gründe ich nur Vermutungen aussprechen kann. Die einzelnen Individuen eines Schwarmes, den man wochen- oder gar monatelang unter unveränderten Bedingungen gehalten hat, unterscheiden sich oft durch beträchtliche Verschiedenheit des Farbtones. Man findet unter ihnen grünlich-gelbe, braungelbe, auch recht dunkle und fast farblose zu derselben Zeit. Diese Differenzen beruhen nicht etwa nur auf verschiedener Pigmentverteilung, sondern geradezu auf andern Mengen und Farben der vorhandenen Pigmente. Bei den gelblich und grünlich erscheinenden Exemplaren ist das gelbweiße opake Pigment viel stärker entwickelt, als es bei den braunen Tieren der Fall ist; außerdem finden wir viel größere Mengen der gelben flüssigen Grundmasse, in der das Körnchenpigment ganz außerordentlich zurücktritt. Dies ist wieder bei den dunklen Exemplaren in großer Menge vorhanden. Es ist mir nie gelungen, eins der gelbgrünen Tiere durch Haltung in dunkelfarbiger Umgebung in ein braunes umzuwandeln; ebensowenig wurden die dunkelbraunen Exemplare auf hellem Boden hell, wenigstens nicht durch Änderung der Farbe der Chromatophorenpigmente, sondern nur durch Pigmentballung. Nun haben Keeble und Gamble an *Hippolyte varians* festgestellt, daß bei Jugendformen die synchromatische Plastizität weitaus stärker ist als an Erwachsenen, und daß in der Jugend schon die endgültige Farbenvarietät ausgebildet wird, die später nur innerhalb ganz geringer Grenzen abgeändert werden kann. Inwiefern hier erbliche Verhältnisse mit hineinspielen, ist noch gänzlich ungeklärt. So ist es leicht möglich, daß wir auch bei *Praunus* mit verschiedenen Farbenrassen oder wenigstens individuell erworbenen Farbentypen zu rechnen haben, die sich experimentell nicht ineinander überführen lassen.

So bietet *Praunus* vielleicht ein brauchbares Objekt für Versuche von weitreichender Bedeutung. Durch zielbewußte Züchtungen unter

bestimmten Licht- und Farbenverhältnissen können hier Fragen nach der Vererbbarkeit erzwungener Farbenveränderungen entschieden werden, und bei der leichten Haltung der Tiere können die Ergebnisse sich durch mehrere Generationen verfolgen lassen, so daß KAMMERERS Befunde (1910, 1911) eine schöne Ergänzung finden dürften.

2. Decapoden.

Zur Biologie der Garneelen bringt DOFLEIN (1910) eine solche Menge von Beobachtungen, daß spätere Experimentatoren schon planmäßig tiefer forschen müssen, um absolut neues Material zur Aufklärung der mannigfachen Probleme herbeizuschaffen, die das Leben der so hoch organisierten Decapoden uns stellt. Im Aquarium halten sich manche Arten sehr gut, so *Leander treillanus*, der schon DOFLEIN als Beobachtungsobjekt diente, und *Crangon vulgaris*, während andre Formen, wie *Hippolyte varians* und *Pandalus annulicornis* sich nur schwer eingewöhnen und bald sterben. So war ich hauptsächlich auf *Leander* und *Crangon* angewiesen; da beide Formen sich in der Lebensweise beträchtlich unterscheiden, war Gelegenheit zu interessanten Feststellungen gegeben.

a. *Leander treillanus.*

Zu Beginn meiner Arbeit legte ich großen Wert auf Belichtungs- und Beschattungsexperimente, um die Wirkung dieser Faktoren auf die Chromatophoren festzustellen. Zugleich dienten mir derartige Versuche dazu, die Reaktionen der Tiere gegenüber dem Licht unter veränderten Bedingungen kennen zu lernen, und ich gelangte dabei zu Resultaten, wie sie DOFLEIN in seiner *Leander*-Studie berichtet hat. Da er die allgemeineren Fragen nach Photoreception, Lichtorientierung u. dgl. nach Versuchen genügend entschieden hat, kann ich mich hier mit einigen ergänzenden Beobachtungen begnügen.

DOFLEIN beschreibt (S. 51) eine Versuchsanordnung, vermittelst deren sich bei *Leander* ein ausgesprochener Phototropismus feststellen läßt: er setzt die Versuchsexemplare in ein langes schmales Aquarium, das er ganz mit schwarzem Papier umschlossen hält; nur an den Schmalseiten finden sich verschließbare Klappen. Man hat es nun völlig in der Hand, durch wechselseitiges Öffnen und Schließen dieser Klappen die Stellung des Tieres zu ändern, da es sich allermeist mit dem Kopf dem einfallenden Licht zuwendet oder wenigstens, wenn es von hinten kommt, seine Augen so weit zurückstellt, daß sie möglichst viel Licht auffangen, daß also die Stiele möglichst parallel zu den einfallenden

Lichtstrahlen stehen. Nun gibt DOFLEIN schon an andrer Stelle der Vermutung Raum, daß es nicht Lichtreize allein sind, die die Stellung des Tieres im Aquarium bedingen, sondern daß wir immer mit dem Thigmotropismus rechnen müssen, dessen Wirkung und Einfluß aber nur schwer genau zu bestimmen sein wird. Diese Vermutung wird durch folgende Beobachtung bestätigt, die ich oft an *Leander* (und auch *Pandalus*) gemacht habe.

Ich hatte von vornherein für meine Verdunkelungsversuche lange, schmale Aquarien angewandt und mir dazu Hülsen aus schwarzem Karton angefertigt, deren eine Schmalseite ich später entfernte, so daß sie sich bequem in der Längsrichtung über den Aquarien verschieben ließen. Als Versuchstiere benutzte ich Exemplare, die ich dem großen Becken (135 . 80 . 95 cm) entnahm, und zwar führte ich die Versuche jeweils nur mit einem Exemplar aus, da sich in dem engen Raum schon zwei merklich behinderten, so daß die Resultate getrübt wurden.

Zuerst stellte ich das Aquarium unverdeckt mit der Breitseite vor das Fenster; das Versuchstier beruhigte sich bald und setzte sich nach einigem Hin- und Herschwimmen in der Längsrichtung des Aquariums zu Boden, die Augen normal nach außen-vorwärts gerichtet. Schiebt man nun von hinten her die Hülse über das Aquarium, so reagiert das Tier höchstens durch Anheben der Antennen, bleibt aber sonst ganz ruhig sitzen, solange die Hülse es nicht vollständig beschattet. Sobald das eintritt, rückt das Tier etwas vor, so weit, daß es mit dem Rostrum und etwa den Augen im Licht sitzt. Diese Stellung habe ich alle beobachteten Exemplare einnehmen sehen, und sie wird unter allen Umständen innegehalten. Wenn also die Hülse zurückgeführt wird, weicht das Tier mit, beim Vorschieben folgt es unmittelbar nach; so kann man es nach Belieben hin und her locken, denn es sucht seine Stellung zur Hülse beizubehalten. Die Vorschiebungen kann man öfter hintereinander ohne Pause vornehmen, ohne daß die Reaktion ausfällt; nur bei zu häufigem Wiederholen leidet die Genauigkeit und das Tier reagiert unregelmäßig oder gar nicht mehr. Eine kleine Pause von einigen Minuten genügt jedoch, die normale Empfindlichkeit wieder hervortreten zu lassen.

Schiebt man dem ruhig sitzenden Tiere die Hülse von vorn her über, so weicht es erst bei der Annäherung der schwarzen Seitenwände unter Anheben der Antennen etwas zurück, bleibt dann aber ruhig sitzen, wobei nur die Antennen in normaler Weise ihre zuckenden Bewegungen ausführen. Sehr oft jedoch schlüpfen die Tiere bei der Annäherung der Hülse dem dunklen Spalt entgegen, kehren erst am Ende,

wo die Glaswand ihnen entgegensteht, um und rücken dann vor, bis sie die oben beschriebene Stellung wieder einnehmen. —

Die Veränderungen, die an den Garneelen durch Amputation der Augen hervorgerufen werden, sind von POUCHET, MINKIEWICZ, FRÖHLICH und DOFLEIN beschrieben worden. Das Aufhören der Farbenanpassung wurde schon des öfteren erwähnt; zugleich gehen aber an den Chromatophoren selbst einschneidende Veränderungen vor. Ganz allgemein finden wir ein allmähliches Verschwinden des blauen Pigments (MINKIEWICZ 1908), wodurch natürlich der Charakter der Gesamtfärbung stark verändert wird. Zugleich erfolgt bei *Leander* eine starke Vermehrung des opaken Pigments, die umso auffälliger ist, da die geblendeten Tiere ihre Durchsichtigkeit verlieren und im Lauf der Zeit »gespenstisch fahl« werden (FRÖHLICH 1910). Die Vermehrung des weißen Pigments ist den früheren Beobachtern entgangen, obwohl sich die großen weißen Flecken auffällig genug bemerkbar machen. Dazu tritt nun noch eine Umfärbung des gelb-opaken Pigments. Wir haben gesehen, daß das opake Pigment der Decapoden in verschiedenen Farbentönen zwischen gelb und weiß schwanken kann, wofür ich keine Gründe anzuführen vermag. Hat man nun ein Exemplar geblendet, das gelb-opakes Pigment aufwies, so kann man schon nach wenigen Tagen die Abbleichung zu weiß wahrnehmen, und nach etwa zwei bis drei Wochen ist alles opake Pigment rein weiß. Die Vermehrung des weißen Pigments ist dauernd, außerdem tritt es an Stellen auf, wo vorher noch keine weißen Chromatophoren gewesen waren oder doch nur sehr wenige. Diese Stellen sind hauptsächlich die unteren Abschnitte der Pleuren, die ganze Ventralfläche des Abdomens und die Basalglieder der Pleopoden. Auch die Schreitbeine zeigen eine starke Besetzung bis weit in die Tarsen hinein; bei normalen Individuen ist es auf Coxa und Trochanter beschränkt. Bei dieser ausgiebigen Neubildung weißer Chromatophoren habe ich aber nie die Umwandlung schon bestehender roter oder gelber flüssiger Pigmente in das weiße beobachtet. Das rote Pigment, das in allen weißen Chromatophoren normaler *Leander* zu finden ist, ballt sich zu einem kleinen Klümpchen zusammen, das an Größe immer mehr abnimmt, einige Wochen nach der Blendung zerkrümelt und schließlich ganz verschwindet. Über die Gründe dieser ganzen Vorgänge kann ich nicht einmal Vermutungen äußern; sicher ist nur, daß der Wegfall der durch das Auge empfangenen Lichtreize eine Änderung der physiologischen Konstitution der Chromatophoren nach sich zieht.

Eine andre Folge der totalen Blendung der *Leander* ist eine ganz

charakteristische Haltungsänderung der Tiere. Während normale Garneelen in der Ruhestellung mit dem Ende des Telsons und den Außenrändern der Uropoden den Boden berühren (Taf. III, Fig. 17; ebenso bei Doflein die Fig. *A*, *K*, 1 bis 4 und 27), heben die geblendeten das Abdomen in die Höhe (Taf. III, Fig. 18). Diese Haltung zeigen normale *Leander treillanus* nur unter ganz besonderen Umständen, nämlich zuweilen beim »Suchgang« (Doflein), aber nie in der Ruhestellung. Der *Leander xiphias*, den Doflein in Fig. 29 abbildet, nimmt eine ganz ähnliche Stellung ein; Doflein bezeichnet den *Leander* als in »Ruhestellung« befindlich: es dürfte interessant sein festzustellen, ob bei ihm diese Haltung als normale Ruhehaltung auftritt. Leider fehlte mir *L. xiphias* als Vergleichsobjekt. Für geblendete *L. treillanus* ist diese Haltung durchaus typisch, so daß man schon auf weitere Entfernungen die geblendeten Individuen mit Sicherheit herausfindet. Es scheint also, als ob die Augen regulatorisch auf den Tonus der Muskeln des Abdomens einwirken; mit dem Wegfall dieser Impulse werden andre Reize wirksam, deren Resultat die Aufhebung des Abdomens ist. Die Rückkehr der normalen Haltung habe ich nie beobachtet; auf kurze Zeit wird zwar das Abdomen öfters normal gehalten, aber definitiv ist der Übergang nicht. Das Exemplar, von dem die Photographie stammt, war 7 Wochen vorher operiert worden.

Regenerationen der amputierten Augen habe ich leider nie beobachten können. Kleine Knospen traten nach Häutungen des öfteren auf, doch gelang es mir nie, die Tiere bis zur Bildung eines vollkommenen Regenerates am Leben zu erhalten. Meistens starben sie bei Häutungen. Auch machten sich oft rätselhafte Defekte an den Extremitäten bemerkbar: die Antennen starben von den distalen Enden her ab, ebenso verloren die Schreitbeine die äußersten Glieder; zugleich waren Degenerationserscheinungen an den Uropoden zu konstatieren. Solche Tiere machten dann einen äußerst hinfälligen Eindruck; bei der nächsten Häutung gingen sie regelmäßig ein. —

Schließlich fällt bei geblendeten Tieren die gesteigerte Erregbarkeit gegenüber Erschütterungsreizen auf, die mit heftigen Sprüngen beantwortet werden, wenn normale Individuen nur geringe oder oft auch gar keine Reaktionen zeigen. Überhaupt machen die Tiere den Eindruck einer ständigen gespannten Aufmerksamkeit, die sich in erhöhter Empfindlichkeit und Irritabilität kundgibt und sich leicht aus der Unsicherheit der Orientierung und Einempfindung in das Milieu erklären läßt. Auf dieser Unsicherheit beruht wohl auch die starke Tendenz der geblendeten Tiere, sich an Algen, Steinen u. dgl.

festzuhalten. Fängt man sie mit dem Netz aus dem Aquarium heraus, so setzen sie sich regelmäßig am Netzrand fest und lassen sich auch durch die stärksten Bewegungen nicht abschütteln, und beim Herausnehmen des Netzes aus dem Wasser bleiben sie fest an der einmal gewählten Unterlage sitzen, während normale Tiere sich in dem Falle sofort ins Wasser zurückgleiten lassen. —

Eine Operation, die von *Leander* erstaunlich gut ertragen wird, ist die Durchtrennung des Bauchmarks. Ich nahm sie an einer Anzahl von Exemplaren vor, um mir über den Weg der Reizleitung von den Augen zu den Chromatophoren klar zu werden. Die ersten Folgeerscheinungen nach der Operation (Durchtrennung mit einer spitzen Schere mit nachfolgendem Ausbrennen der Wunde, um die Trennung absolut vollständig zu machen und zugleich den Blutverlust möglichst zu beschränken) sind hier heftige Ansätze zu Schnellbewegungen, die aber ganz erfolglos verlaufen, da nicht mehr das ganze Abdomen eingeschlagen werden kann. Entsprechend der Natur der Verletzung ist überhaupt die funktionelle Einheit des Körpers in bezug auf harmonische Bewegungen aufgehoben. Die caudalwärts der Schnittstelle befindlichen Pleopoden hängen zunächst schlaff herunter und werden beim Schwimmen und Gehen untätig nachgeschleift. Nach einiger Zeit jedoch treten sie wieder in Funktion, schlagen aber nicht im richtigen Rhythmus mit den vorderen, so daß ihre Tätigkeit beim Schwimmen nur hinderlich ist. Die Schwimmfähigkeit richtet sich natürlich nach der Lage des Schnittes: sie ist ganz aufgehoben, wenn er zwischen Thorax und Abdomen geführt ist, ist bei drei funktionsfähigen Pleopodenpaaren schon ausreichend, um das Tier längere Zeit schwebend zu erhalten, und ist schließlich nur wenig herabgesetzt, wenn die Durchtrennung erst hinter dem Ganglion des vierten Abdominalsegments erfolgt ist. Störungen im Allgemeinbefinden sind nicht zu konstatieren; im Benehmen unterscheiden sich derartig operierte Tiere von ihren normalen Genossen nur durch den stärkeren Trieb, sich in Spalten und zwischen Steinen zu verbergen.

Tiere, denen ich das Bauchmark nur mit der Schere durchtrennt hatte, zeigten schon nach einigen Wochen eine fast normale Schwimmfähigkeit; auch der Sprungreflex funktionierte fast in alter Weise. Das spricht für eine schnelle Neubildung des zerstörten Nervengewebes.

Wie schon erwähnt, gedachte ich durch diese Operation die Leitung von den Augen zu den Chromatophoren der caudal von der Schnittstelle gelegenen Segmente zu zerstören: solche Tiere mußten also beim

Einbringen in eine andre Umgebung in der vorderen Körperhälfte Synchromatismus zeigen, in der hinteren aber nicht. Leider erwies sich *Leander treillanus* als ein ziemlich ungünstiges Objekt, da sich die Farbenanpassung bei ihm nur zwischen ziemlich eng gesteckten Grenzen vollzieht. Ich hätte die Befunde meiner Experimente mit *Leander* gern an geeigneterem Material nachgeprüft. Diese zeigen nämlich, daß der regulatorische Einfluß der Augen nicht durch das Centralnervensystem geht; es war bei keinem der Tiere eine Verschiedenheit in der Färbung zwischen der isolierten und der mit den Augen durch das Centralnervensystem verbundenen Körperhälfte nachweisbar. Ich stellte die Experimente in der Weise an, daß ich immer sechs Tiere aus dem großen Sammelbecken nahm, die eine dunkle Färbung aufwiesen, und sie in ein Aquarium mit hellem Boden brachte, das noch dazu am Fenster stand, nachdem ich bei dreien das Bauchmark durchtrennt hatte. Die operierten Tiere wurden in demselben Maße heller wie die Kontrolltiere, und als ich zur Vervollständigung noch mehrere der Operierten blendete, zeigten sie die bei totaler Blendung auftretenden Erscheinungen (Verschwinden des blauen Pigments, Vermehrung der weißen Chromatophoren, Fahlwerden) am ganzen Körper. Mithin müssen wir annehmen, daß das periphere Nervennetz die Reizleitung zu den Chromatophoren vermittelt.

b. *Crangon vulgaris.*

Crangon vulgaris hat wegen seiner Farbenanpassung schon Pouchet zu Untersuchungen gedient; ebenso haben sich Keeble und Gamble mit den Chromatophoren dieses so leicht zu beschaffenden Krusters beschäftigt und zumal an denen seiner *Zoea*-Larve morphologische und histologische Studien angestellt.

Die verschiedenen Färbungen, in denen die Sandgarneelen zu finden sind, erwähnt schon Ehrenbaum (1890). Sie entstehen natürlich auch hier durch verschiedene Ausdehnungszustände der Pigmente in überaus zahlreichen Chromatophoren. Der Synchromatismus ist bei *Crangon* außerordentlich genau; die Tiere sind dem Boden viel besser angepaßt, als es z. B. bei *Leander* jemals der Fall ist. Bemerkenswert ist, daß bei *Crangon* ganz helle Farbentöne nicht durch Zuhilfenahme der natürlichen Durchsichtigkeit erzielt werden (wie bei *Leander*). sondern durch Expansion der viel zahlreicheren weißen Pigmentmassen.

Der Synchromatismus von *Crangon* bietet deshalb besonders Interessantes, weil wir in ihm eine typische Bodenform vor uns haben,

die noch dazu eine nächtliche Lebensweise führt und am Tage im Sande verborgen liegt, daß nur die senkrecht nach oben gerichteten Augen und die zweiten Antennen herausragen. Sowie es dunkelt, heben sich die Tiere zur Hälfte aus dem Sande heraus, kommen bald darauf ganz hervor und begeben sich auf die Nahrungssuche, wobei sie oft mit Hilfe der kräftigen Pleopoden frei im Wasser umherschwimmen. Darnach scheinen die Tiere durchaus Dämmerungs- oder Nachttiere zu sein; Experimente zeigen aber, daß man sie besser als Dunkeltiere bezeichnen müßte. Denn nicht nur der Einbruch der Nacht veranlaßt die Sandgarneelen zum Hervorkommen, sondern auch jede künstliche Verdunkelung. Die Reaktion erfolgt mit absoluter Genauigkeit. Es genügt eine Verdunkelung von einigen Minuten, um sämtliche im Aquarium befindliche *Crangon* aus dem Sande hervorzulocken. Bei Aufhebung der Verdunkelung reagieren sie durch überraschend schnelles Verschwinden im Sand. In ähnlicher Weise wie die Plattfische erzeugen sie durch Aufwühlen des Sandes eine Strudelbewegung und unter starkem Schlagen der Pleopoden, das in der Horizontalebene erfolgt, und zeitweiligem Vertikalschlag der letzten Segmente sinken sie in den Sand ein, der sie dann vollkommen bedeckt; nur die Augen bleiben frei und die flach dem Boden aufliegenden zweiten Antennen, die nach dem Einschlagen etwa freigebliebene Stellen des Rückens mit einer dünnen Sandschicht überfegen.

Um die Unterschiede in der Färbung normaler und geblendeter Tiere besser hervorheben zu können, will ich erst auf den ausgesprochenen Tag-Nachtfarbenwechsel bei *Crangon* eingehen. Der periodische Wechsel von Tag- und Nachtstellung des Pigments wurde von Verrill (1897) bei verschiedenen Fischen und bei *Loligo* beschrieben; ihm folgten Keeble und Gamble (1900) mit dem Nachweis ähnlicher Erscheinungen bei *Hippolyte varians*, später (1904) bei *Praunus* und Zoealarven von *Palaemon*; Schleip schließlich konstatierte eine gleiche Periodizität bei *Dixippus morosus* (1910). Keeble und Gamble, wie Schleip haben durch ausgedehnte Experimente erwiesen, daß dieser Tag-Nachtwechsel auch bestehen bleibt, wenn man die Versuchstiere in konstanter Dunkelheit hält, wobei allmählich der Tagzustand zugunsten der Nachtfärbung abgekürzt wird, so daß nach einigen Tagen bei *Hippolyte*, nach einigen Wochen bei *Dixippus* der Nachtzustand dauernd wird. Durch Umkehrung der Beleuchtungsverhältnisse ist ein inverser Farbwechsel zu erzwingen, der später auch bei konstanter Verdunkelung beibehalten wird.

Einen solchen Tag-Nachtwechsel weist auch *Crangon* auf.

Es besteht bei ihm die Nachtfärbung nicht in einer maximalen Pigmentkontraktion, wie es bei den andern bis jetzt untersuchten Krustern der Fall ist, sondern in einer weitgehenden Expansion des schwarzen Pigments, während das weiße beträchtlich kontrahiert ist. Die Expansion des dunkeln Pigments ist eine Reaktion auf jede Beschattung, bei der die Farbe des Untergrundes vollkommen belanglos ist.

Und doch scheint die nächtliche Dunkelfärbung auf andrer Grundlage zu beruhen als die am Tage bei künstlicher Verdunkelung eintretende. Ich schließe das aus den Beobachtungen an geblendeten Exemplaren, die ich aber nur unter Vorbehalt weitergeben möchte, da ich sie nur an einigen wenigen Individuen habe anstellen können. Sie bedürfen also der Nachprüfung mit möglichst vielen Sandgarneelen, um die endgültige Entscheidung zuzulassen, ob wir es bei den von mir beobachteten Fällen mit einer allgemeinen Erscheinung oder nur mit zufälligen Ausnahmen zu tun haben.

Im einzelnen gestalten sich diese Befunde folgendermaßen: Bald nach der Operation nehmen die Tiere eine helle Färbung an, die hauptsächlich auf einer weitgehenden Pigmentballung beruht. Dazu tritt auch hier wieder eine starke Vermehrung des weißen Pigments, wie wir es schon bei *Leander* konstatiert haben. Ebenso wie diese verlieren auch geblendete *Crangon* die Fähigkeit der Farbenanpassung: sie bleiben auch auf schwarzem Untergrund ganz hell, während normale im Verlauf weniger Stunden eine beträchtliche Verdunkelung aufweisen. Künstliche Verdunkelung bewirkt bei geblendeten *Crangon* kein Dunkelwerden, auch nicht wenn sie stundenlang andauert. Nachts dagegen zeigen die operierten Tiere eine beträchtliche Pigmentexpansion, die fast dieselbe Stärke erreicht wie bei den normalen. Nach einigen Wochen nimmt die nächtliche Verdunkelung der geblendeten Tiere allmählich ab, um schließlich ganz zu verschwinden: die Krebse zeigen immer dieselbe weißliche Farbe.

Der periodische Tag-Nachtfarbwechsel scheint hiernach von zwei Faktoren abhängig zu sein: von der physiologischen Gewöhnung und den direkten optischen Reizen der Dunkelheit. Die erstere ist stark genug, noch längere Zeit nach dem Aufhören der durch das Auge vermittelten Impulse für den normalen Wechsel zu sorgen; auf die Dauer jedoch sind diese unentbehrlich zur Aufrechterhaltung des normalen Verlaufs. Die Wiederkehr dürfte bei der Regeneration der Augen eintreten, worüber Beobachtungen aber noch nicht vorliegen. Für spätere Forschungen steht hier noch ein weites Gebiet offen. —

Schluß.

Über die Bedeutung des Chromatophorensystems.

Zu diesem Thema sollen nur einige wenige Worte gesagt werden, da wir uns ganz auf dem Gebiete der Theorie bewegen müssen. Seit den Untersuchungen von KEEBLE und GAMBLE, die als primäre Funktion der Chromatophoren die Photosynthese von Fett annehmen, haben sich auch andre Forscher von der früher allgemein angenommenen Schutzfärbungstheorie abgewandt (MINKIEWICZ, BAUER, DOFLEIN); sie nehmen den Schutz höchstens als beiläufige, unwesentliche Wirkung der ursprünglich ganz andre Aufgaben erfüllenden Chromatophoren an.

So bestechend die Hypothese von der Schutzgewährung durch den Synchromatismus auch ist, dürfte sie hier doch schwer zu beweisen sein. Vor allen Dingen fehlen uns die Kenntnisse der Lebensbedingungen der Kruster fast gänzlich. Von ihren Feinden und deren Fangmethoden wissen wir nur ganz wenig auszusagen. Daß die *Leander* von uns oft übersehen werden, besonders wenn sie in Ritzen und Gesteinsspalten sitzen, berechtigt uns nicht zu dem Schluß, daß sie auch für ihre Verfolger nur schlecht zu erkennen sind. Im Aquarium kann man immerfort beobachten, daß sie ihrer Schutzfärbung nicht sehr zu trauen scheinen, sondern bei der Annäherung größerer Fische die Flucht ergreifen, wodurch sie oft erst unsre Aufmerksamkeit auf sich lenken. Und wie steht es mit Formen wie z. B. *Crangon*, dessen Synchromatismus besser ausgebildet ist als der von *Leander*, obwohl er am Tage nicht auf, sondern in dem Sande lebt? Ihm ist eine Schutzfärbung doch weniger vonnöten als jenem. Bei den Mysideen steht der Schutzwert noch viel mehr in Frage. Von oben her kann ein Schwarm dunkler *Praunus* auf dunklem Boden leicht übersehen werden: wie auffallend aber müssen sie sich für einen unter ihnen liegenden Feind gegen den hellen Wasserspiegel abheben! Daß Fische die an Algenbüscheln sitzenden *Praunus* trotz ihrer Schutzfärbung wegschnappen, habe ich im Aquarium an Versuchsexemplaren öfters beobachten können; meist aber retteten sich die Krebse durch rechtzeitige Flucht. Welchen Wert das Chromatophorensystem gar für rein planktonisch lebende Formen haben soll, ist ganz unklar; oder wie sollen Siriellen durch Expansion ihrer roten Pigmente in den Lateralchromatophoren irgenwie besser geschützt sein[1]?

[1] Taf. I, Fig. 6.

Hierzu kommt, daß bei vielen Formen im Alter die Farbenanpassung absolut nicht mit der Schnelligkeit erfolgt, die wir wir unbedingt von einem Schutzmittel verlangen müssen. Während Jugendformen von *Hippolyte varians* nach KEEBLE und GAMBLE über einen fast unbegrenzten Reichtum verfügen, (der sich aber auch wieder nur in bestimmten Varietäten kundgibt), brauchen ausgewachsene Tiere mehrere Wochen, um nur von einer Schattierung in die andre überzugehen[1]! AGASSIZ (1892) konnte bei seinen Versuchsobjekten überhaupt keinen Farbenwechsel erzielen.

Daß große, wehrhafte Formen mit starken Panzern keinen Farbenwechsel zeigen, könnte der Schutzfärbungshypothese als Argument dienen. Sein Wert wäre durch Untersuchungen an deren Jugendstadien zu prüfen. — Von andern Deutungen wäre als eine der ältesten die Anschauung WEISMANNS (1863) zu erwähnen, der die bunten Farben bei Daphniden für Schmuckfarben im Sinne DARWINS hält. Hier dürften schon die Voraussetzungen (ästhetisches Empfinden bei den Weibchen, erstaunliche Leistungsfähigkeit ihrer Augen) unbeweisbar sein.

Die Theorie von KEEBLE und GAMBLE verdient große Beachtung und Nachprüfung. Aus meinen Erfahrungen heraus kann ich sie allerdings nicht bestätigen. Mir ist nie recht klar geworden, was eigentlich die englischen Forscher als Fettgranula beschrieben haben, die nach ihnen in den Chromatophoren die Pigmentbewegungen mitmachen. Die Schwärzung mit Osmiumsäure ergab bei mir ganz andre Bilder: unter der Einwirkung der Dämpfe schwärzten sich eine zahllose Menge sehr kleiner Granula, dicht unter dem Chitin, die aber mit den Chromatophoren gar nichts zu tun hatten. Sie waren gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt und es war festzustellen, daß sie in der Hypodermis höher lagen als die Chromatophoren. Ob sie wirklich fettartiger Natur sind, muß erst noch entschieden werden.

Ich komme nun zu den beiden letzten Erklärungen, die vielleicht in engem Zusammenhange stehen. Es ist zuerst die WIENERsche Theorie der Farbenanpassung durch direkte Wirkung der Lichtstrahlen. In diesen Rahmen gehört wohl auch die Tatsache, daß Tiere, die längere Zeit auf einem Untergrund von bestimmter Farbe gehalten werden, nachher auf verschiedenfarbigem Boden die Stelle aufsuchen, deren Farbe der ihres bisherigen Aufenthaltsortes entspricht (KEEBLE und GAMBLE, MINKIEWICZ, DOFLEIN). Ich kann ähn-

[1] KEEBLE u. GAMBLE 1904, S. 339.

liches berichten: *Pandalus*, die mir durch ihre rote Farbe auffielen, brachte ich in ein Aquarium, dessen Boden mit rotem Papier zu etwa einem Drittel unterklebt war: von den fünf Exemplaren fand ich nach kurzer Zeit vier auf diesem Bodenteil sitzen, der auch noch späterhin deutlich bevorzugt wurde. Ich hatte die Tiere gerade von Helgoland bekommen; ich vermag nicht zu sagen, ob wir ihre Vorliebe für den roten Untergrund aus der Farbe der Helgoländer Klippen oder aus einer reichen Rhodophyceen-Flora ihres bisherigen Aufenthaltsortes erklären dürfen. Auch für diesen Fall wäre die Kenntnis der Lebensweise der Tiere von allergrößter Bedeutung.

Die andre Erklärungsweise für die Funktion der Pigmente ist die geistvolle Theorie von J. Loeb, der in ihnen Schutzmittel gegen die schädlichen Wirkungen der Sonnenbestrahlung sieht. Bei *Praunus flexuosus* scheint eine Bestätigung zu finden zu sein: wir sehen als hauptsächlich geschützte Stellen das ganze Centralnervensystem, die Eingeweide, den Brutsack, die Augenstiele (letztere nur von oben!). Restlos aber erklärt sie die Farbveränderungserscheinungen auch nicht, wie schon das Auftreten wohlfunktionierender Chromatophoren am Thorax von *Eupagurus* beweist.

Zur definitiven Lösung der Chromatophorenprobleme scheinen mir allein Untersuchungen in Meeresstationen führen zu können. Sehr großes Materialangebot und immerwährendes Beobachten der Tiere in der freien Natur sind die notwendigsten Erfordernisse. Erst dann ist das Verhalten gefangener Tiere richtig zu beurteilen. Es ist ja ein Grundfehler aller Laboratoriumsexperimente, der ihre Gültigkeit für allgemeine Schlußfolgerungen stark in Frage stellt, der: wir können nie alle Bedingungen nach Gebühr würdigen und in Betracht ziehen; irgend welche Faktoren von unbekannter Bedeutung werden uns stets entgehen. Ich will hier nur an den Hinweis Pfeffers erinnern, der den fast völligen Ausschluß des ultravioletten Lichtes aus unsern Glasaquarien betont, das in der freien Natur eine große Rolle spielt und dessen Wichtigkeit für die Pigmentbildung wir noch gar nicht kennen.

Hauptergebnisse.

Die Farbwechselerscheinungen der Crustaceen beruhen auf intracellulären Pigmentwanderungen. Diese Pigmente treten in drei Gruppen auf: 1. als rein flüssige, 2. als rein körnige, oder 3. als feste Körner in einer flüssigen gefärbten Grundmasse. Im Bau und in dem Funktionsmechanismus der Chromatophoren, in denen diese Pigmente enthalten sind, finden sich keine prinzipiellen Verschiedenheiten.

Die Chromatophoren bestehen aus dem Körper und den Fortsätzen (Chromorhizen), und zwar treten bei derselben Chromatophore stets dieselben Chromorhizen auf, wie durch Versuche mit nacheinander folgenden Expansionen und Kontraktionen der Pigmente festzustellen ist. Je nach den äußeren Bedingungen ist das Pigment im Körper zusammengeballt (Kontraktionsstadium) oder mehr oder weniger weit in den Chromorhizen ausgebreitet zu finden (Normalstadium und Maximalexpansion). Die Vorgänge, die den Pigmentverschiebungen zugrunde liegen, sind Körnchenströmungen innerhalb des Plasmas, die sich in mannigfachstem Wechsel in Richtung und Geschwindigkeit vollziehen. Doch ist auch die gefärbte Grundmasse der Chromatophoren einer ausgedehnten Beweglichkeit fähig, so daß aus ihrem Expansionszustand keinerlei Schlüsse auf die Gestalt der Chromatophore gezogen werden können. Die Chromatophoren selbst besitzen kein Formveränderungsvermögen, aktive Beweglichkeit kommt ihnen höchstens während der Embryonalentwicklung zu, doch ist sie durch die bisherigen Untersuchungen nicht in einwandfreier Weise nachgewiesen worden. Histologisch sind sie als Syncytien zu betrachten, in denen noch im ausgewachsenen Tier Kernteilungen stattfinden. Umgeben werden sie von einer starken einheitlichen Membran. Zur Zeit der Expansion ist in den Chromorhizen eine deutliche Fibrillenstruktur nachzuweisen, die bei maximaler Kontraktion verschwindet. Diese Achsenstränge müssen wohl als Stützskelet gedeutet werden.

Geblendete Kruster verlieren die Fähigkeit der Farbenanpassung; die Regulation der Pigmentbewegung erfolgt nicht durch das Centralnervensystem. Außerdem erfolgt bei der Blendung eine stetige Verminderung der Menge des blauen Pigments sowohl in den Chromatophoren wie im Körpergewebe, zugleich macht sich eine starke Vermehrung des weißen Körnchenpigments bemerkbar.

Die Sandgarneelen (*Crangon vulgaris*) zeigen bei künstlicher und natürlicher Dunkelheit Pigmentexpansion; geblendete Exemplare erweisen sich künstlicher Verdunkelung gegenüber vollkommen reaktionslos, bei Einbruch der Nacht jedoch gehen sie aus ihrem pathologischen hellen Zustand in den fast normaler Dunkelfärbung über. Am Tage tritt dann wieder eine weitgehende Aufhellung ein.

Leipzig, im Januar 1912.

Literaturverzeichnis.

1892. A. Agassiz, Preliminary note on some modifications of the chromatophores of fishes and crustaceans. In: Bullet. Mus. Compar. Zoology. Harvard College. Vol. XXIII.

1893. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. In: Biol. Centralbl. Bd. XIII.

1894. — Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI.

1908. V. Bauer, Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegung bei den Mysideen mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen. In: Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. VIII.

1896. A. Bethe, Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. In: Anat. Anz. Bd. XII.

1897—98. — Das Nervensystem von Carcinus maenas. In: Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. L u. LI.

1892. Biedermann, Über den Farbenwechsel der Frösche. In: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. LI.

1902. C. Chun, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. In: Verhandlg. dtsch. zool. Gesellsch.

1891. C. Claus, Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. In: Zool. Anz. Bd. XIV.

1910. F. Doflein, Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei decapoden Krebsen. In: Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. III.

1890. Ehrenbaum, Zur Naturgeschichte von Crangon vulgaris. Berlin.

1892. Ehrmann, Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigments bei Amphibien. In: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. XXIV.

1908. Eternod et Robert, Les chromatocytes, Anatomie et Physiologie. In Verhandlg. anat Gesellsch. 22. Vers. Anat. Anz. Bd. XXXII.

1891. S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten.

1908. V. Franz, Die Struktur der Pigmentzellen. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XXVIII.

1910a. — Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. In: Biol. Centralbl. Bd. XXX.

1910b. — Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. In: Biol. Centralbl. Bd. XXX.

1910c. — Phototaxis und Wanderung. In: Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. III.

1911. K. v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. In: Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXXVIII.

1910. A. Fröhlich, Farbwechselreaktionen bei Palaemon. In: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXIX.

1906. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. In: Biol. Centralbl. Bd. XXVI.

1903. v. FÜRTH, Chemische Physiologie der niederen Tiere. G. Fischer, Jena.

1900—1905. GAMBLE s. KEEBLE.

1907—11. M. HEIDENHAIN, Plasma und Zelle. Jena.

1863. HENSEN, Studien über das Gehörorgan der Decapoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

1907. F. B. HOFMANN, Histologische Untersuchungen über die Innervierung der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. In: Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXIX.

1896. E. HOLMGREN, Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. In: Anat. Anz. Bd. XII.

1898. — Zum Aufsatz W. SCHREIBERS: »Noch ein Wort über das periphere sensible Nervensystem bei den Crustaceen.« In: Anat. Anz. Bd. XIV.

1878. M. S. JOURDAIN, Sur les changements de couleur du Nika edulis. In: Comptes rendus. Vol. LXXXVII.

1907. KAHN und LIEBEN, Über die scheinbare Gestaltsänderung der Pigmentzellen. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.

1910. P. KAMMERER, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. In: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXIX.

1911. — Direkt induzierte Farbanpassungen und deren Vererbung. In: Zeitschrift f. indukt. Abstammungslehre. Bd. IV.

1900. F. KEEBLE und F. W. GAMBLE, Hippolyte varians: a study in colour-change. In: Quat. Journ. Microscop. Science. Vol. XL III.

1904. — The colour-physiology of higher Crustacea. In: Phil. Trans. Royal. Soc. London. Ser. B. Vol. CXCVI.

1904a. — On the presence of mobile fat in the chromatophores of the Crustacea. In: Zool. Anz. Bd. XXVII.

1905. — The colour-physiology of higher Crustacea. Part III. In: Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. CXCVIII.

1903. E. KOTTE, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefseedecapoden. In: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XVII.

1864. W. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität.

1907. LIEBEN s. KAHN.

1905. J. LOEB, Vorträge über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

1911. H. MENKE, Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel. In: PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXL.

1908. A. MINKIEWICZ, Etude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians Leach. Extr. du Bull. de l'Acad. des Sciences d. Cracovie. Novbre.

1910. — Mémoire sur la biologie du Tonnelier de Mer. (Phronima sedentaria Forsk.). Bull. de l'Instit. océanograph. Monaco. Nr. 146.

1897. M. J. NEWBEGIN, The pigments of decapod Crustaceans. In: Journ. of Physiol. Vol. XXI.

1910. NILSSON, Die FISCHELsche Alizarinfärbung und ihre Anwendung auf Polychaeten. In: Zool. Anz. Bd. XXXV.

1887. J. NUSBAUM, L'embryologie de Mysis chamaeleo. In: Arch. de Zool. expér. et génér. Sér. 2. Vol. V.

1897. J. Nusbaum und Schreiber, Beiträge zur Kenntnis des peripheren Nervensystems bei den Crustaceen. In: Biol. Centralbl. Bd. XVII.

1899. — Beiträge zur Kenntnis der Innervation des Gefäßsystems nebst Bemerkungen über das subepitheliale Nervenzellengeflecht bei den Crustaceen. In: Biol. Centralbl. Bd. XIX.

1900. A. Ortmann, Decapoda. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. V.

1910. G. Pfeffer, Einige Bermerkungen zur chromatischen Funktion der Tiere. In: Naturw. Wochenschrift. N. F. Bd. IX.

1876. G. Pouchet, Les changements de la coloration sous l'influence des nerfs. In: Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Bd. XII.

1891. O. vom Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. In: Zool. Anz. Bd. XIV.

1894. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. In: Ber. d. Naturforsch. Gesellsch. z. Freiburg i. B. Bd. IX.

1894. F. Reinke, Zellstudien. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.

1890. G. Retzius, Biologische Untersuchungen. N. F. I.

1908. Robert s. Eternod.

1870—72—79. G. O. Sars, Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. I, II, III. Kristiania.

1910. W. Schleip, Der Farbenwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). In: Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys. Bd. XXX.

1905. K. C. Schneider, Plasmastruktur und Bewegung. In: Arb. a. d. zool. Inst. zu Wien. Bd. XVI.

1898. W. Schreiber, Noch ein Wort über das periphere sensible Nervensystem bei den Crustaceen. In: Anat. Anz. Bd. XIV.
W. Schreiber s. auch Nusbaum.

1863. M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig.

1909. Siedlicki, Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. In: Biol. Centralblatt. Bd. XXIX.

1889. B. Solger, Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. In: Mitt. a. d. naturw. Verein f. Neu-Vorpomm. u. Rügen in Greifswald. Bd. XX.

1901. Steinach, Studien über die Hauptfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. In: Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. Bd. LXXXVII.

1910. J. Thielemann, Beiträge zur Kenntnis der Isopodenfauna Ostasiens. In: Abhandlg. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wissensch. II. Suppl.-Bd.

1897. A. E. Verrill, Nocturnal and diurnal changes in the colour of certain Fishes and of the Squid (Loligo). In: Amer. Journ. Science. Vol. III.

1909. M. Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena.

1910. K. Wagner, Beiträge zur Entstehung des jugendlichen Farbkleides der Forelle (Salmo fario). In: Intern. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Biol. Suppl. I zu Bd. IV.

1896. N. Wagner, Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von Neomysis vulgaris. In: Trav. de la soc. impér. des Naturalistes d. St.-Pétersbourg. Bd. XXVI.

1876. A. WEISMANN, Über die Schmuckfarben der Daphnoiden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl.

1895. O. WIENER, Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. In: Wiedem. Annal. d. Phys. u. Chem. Bd. LV.

1908. — Über Farbenphotographie und verwandte naturwissenschaftliche Fragen. Vortrag, 80. Naturforscher-Vers.

1910. WINKLER, Beobachtungen über die Bewegung der Pigmentzellen. In: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. C.

1904. C. ZIMMER, Die arktischen Schizopoden. In: Fauna arctica. Bd. III. Lief. 4.

1909. — Schizopoden. In: Nordisches Plankton. 12. Liefg.

1890. K. W. ZIMMERMANN, Über die Teilung der Pigmentzellen. In: Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. XXXVI.

1893. — Studien über Pigmentzellen. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XLI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1 *a—c*. Körnchenströmung innerhalb einer schmalen Chromorhiza bei *Praunus flexuosus*. Zeigt die Tempounterschiede in den einzelnen Reihen. *Ax*, Achsenstränge. ZEISS Comp.-Oc. 12, Apochrom. 2 mm.

Fig. 2. Endverbreiterung einer Chromorhiza von *Praunus flexuosus*. Körnchenpigment in der gelben Grundmasse. *Ax*, Achsenstränge. ZEISS Comp.-Oc. 12, Apochrom. 2 mm.

Fig. 3. Endverbreiterung eines Ausläufers auf dem Augenstiel von *Siriella armata*. Braunviolettes Körnchenpigment in der orangefarbenen Grundmasse. Bei * scheinbare Anhäufung des Pigments durch Strömung. Achsenstränge *Ax*. ZEISS Comp.-Oc. 18, Apochrom. 2 mm.

Fig. 4. Innerer Uropod von *Leander treillanus*. Die distalwärts gelegenen gelben und roten Chromatophoren gehören der ersten, die proximal gelegenen der III. Gruppe an. LEITZ Oc. I. Obj. 6.

Fig. 5. Äußerster Ausläufer einer weißgelben, rein körnigen Chromatophore. Es ist keine Membran zu erkennen. Bei * detachierter Klumpen des Pigments. ZEISS Comp. 12, Apochrom. 2 mm.

Fig. 6. Abdomen von *Siriella armata* mit kombinierten Chromatophoren (gelb III, rot I. Gruppe). Die schwarzbraunen Chromatophoren des Bauchmarks sind weggelassen. LEITZ Oc. I, Obj. 5.

Fig. 7. Eine Lateralchromatophore von *Siriella* sp. Das rote (flüssige) Pigment ist stärker ausgedehnt als das gelbe (körnige). Auch hier sind keine Zellkonturen sichtbar. LEITZ Oc. III, Obj. 8.

Fig. 8. Chromatophore von *Pandalus annulicornis*. Durch die gelbe Grundmasse, die stärker als das feinverteilte Rot expandiert ist, aber bei weitem noch nicht das Maximalstadium erreicht hat, wird nur ein Teil der Gesamtchromatophore sichtbar gemacht, dessen Grenzen aber nicht die der Chromatophore selbst sind. Achsenstränge (*Ax*) sichtbar. LEITZ Oc. III, Obj. 8.

Tafel II.

Fig. 9. Fast medianer Sagittalschnitt durch das sechste Abdominalsegment von *Praunus flexuosus*. Zeigt die Schollenteilung und die Kerne (*K*) der Chromatophoren, sowie das drüsig erscheinende Gewebe (*gl*) unbekannter Funktion. *Gg*, Ganglion des Segments; *N.ac*, Nervus acusticus (schräg angeschnitten); *R*, Rectum. Leitz Oc. IV, hom. Immers. 1/12.

Fig. 10. Methylenblaupräparat der Uropoden von *Leander treillanus*. Zeigt die Lagebeziehungen der Chromatophoren zu den gefärbten Nerven. Kombiniertes Bild. Leitz Oc. I, Obj. 6.

Fig. 11. Chromatophoren und Nerven am distalen Rande des inneren Uropoden von *Leander treillanus*. Die Nerven schimmern ohne besondere Präparation hindurch. Leitz Oc. III, Obj. 8.

Tafel III.

Fig. 12. Chromatophore von der Dorsalseite des Abdomens von *Praunus flexuosus*. Weißgelbes, rein körniges Pigment, in andern Bahnen braunschwarzes in flüssiger, gelber Grundmasse, die aber durch das maximal expandierte fast völlig verdeckt wird. Leitz Oc. III, Obj. 6.

Fig. 13. Chromatophore von der Brutlamelle von *Praunus flexuosus*. Mikrophotographie nach einem mit Hämatoxylin gefärbtem Dauerpräparat. Achsenstränge zum Teil sichtbar. Leitz Oc. I, Obj. 4.

Fig. 14. Augenstielchromatophore von *Praunus flexuosus*. Mikrophotographie nach einem Dauerpräparat. Der Körper der Chromatophore selbst liegt innerhalb des Stiels (s. Textfig. 6, S. 42); sichtbar sind nur die Chromorhizen mit den stark entwickelten Endplatten. Expansionsstadium II. Leitz Oc. I, Obj. 3.

Fig. 15. Nerven und Chromatophoren vom inneren Uropoden von *Leander treillanus*. Fixierung mit 1%iger Osmiumsäure, Dauerpräparat in Glyzeringelatine. Mikrophotographie: Leitz Oc. I, Obj. 3.

Fig. 16. Mittlerer Bezirk des Präparats der Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung (Leitz Oc. II, Obj. 4).

Fig. 17. Momentaufnahme eines ruhenden normalen *Leander treillanus*. Nat. Größe.

Fig. 18. Geblendeter *Leander treillanus*; typische Haltung des Abdomens. Momentaufnahme, nat. Größe.

Die Photographien verdanke ich dem Hausmann Hager im zool. Institut zu Leipzig.

Zur Kenntnis der Buddenbrockia plumatellae Ol. Schröder.

Von

Olaw Schröder.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafel IV und V.

Material und Methoden.

Die ersten Untersuchungen, die ich über *Buddenbrockia plumatellae* in den Sitzungsberichten der Heidelberger Akademie der Wissenschaften und ausführlicher in dieser Zeitschrift (Bd. XCVI, 1910) veröffentlichte, hatte ich an von mir im Herbst 1904 in Schleswig-Holstein gesammeltem und in Alkohol konserviertem Material angestellt. Die zahlreichen Lücken in meinen Beobachtungen hoffte ich später ausfüllen zu können und versuchte daher, in der Nähe von Heidelberg mit *Buddenbrockia* infizierte Bryozoen zu finden. Längere Zeit hatte ich damit keinen Erfolg, bis ich endlich im Juni 1910 in einer Kolonie von *Plumatella fungosa* Pall., die Herr Prof. Lauterborn im Altrhein bei Neuhofen (Rheinpfalz) gefunden hatte, die Parasiten feststellen und lebend beobachten konnte.

Infolge schwerer Erkrankung mußte ich ein Jahr lang die Untersuchung aufschieben. Inzwischen hatte Herr Prof. Lauterborn die Freundlichkeit am gleichen Fundorte im Herbste 1910 ein sehr reiches Material für mich zu sammeln und zu konservieren, wofür ich ihm zu großem Danke verpflichtet bin. Ich selbst konnte erst im Sommer 1911 die Arbeit wieder aufnehmen und erhielt die ersten lebenden infizierten Bryozoen im August, von welchem Zeitpunkte an ich mir etwa einmal wöchentlich lebendes Material verschaffte. Leider war die Infektion bei weitem nicht so stark, wie im Vorjahre. Während ich 1910 in einem Individuum nicht selten bis zu hundert Buddenbrockien in verschiedenen Entwicklungsstadien fand, und alle Individuen der *Plumatella*-Kolonien infiziert waren, mußte ich dieses Jahr jedesmal

viele Bryozoen untersuchen bis ich Parasiten fand. Da mir *Plumatella fungosa* an dem betreffenden Fundorte in unbegrenzter Menge zur Verfügung stand, erhielt ich zwar genug Material, aber die Untersuchung war erschwert und zeitraubend.

Viele histologische Einzelheiten kann man bereits an lebenden Exemplaren erkennen, besonders wenn man mit dem Bau der Parasiten schon vertraut ist. Erschwert wird die Beobachtung aber durch die Beweglichkeit und die große Durchsichtigkeit der Buddenbrockien. Deutlichere Bilder ergibt die Betrachtung konservierter ungefärbter Exemplare in Wasser, an denen die Zellgrenzen besser sichtbar sind. Kanadabalsampräparate sind nicht sehr zum Studium geeignet, besser Glyzerinpräparate. Außer Totalpräparaten habe ich eine große Anzahl von meist 0,003 mm dicken Serienschnitten hergestellt.

Sowohl eine gute Konservierung als auch Färbung sind bei *Buddenbrockia* nicht leicht zu erzielen. Ich habe viele Fixierungsflüssigkeiten versucht und mit keiner einen in jeder Hinsicht günstigen Erfolg erhalten. Am besten geeignet scheint mir fünfprozentige Formollösung zu sein. Ferner sind konz. Sublimatlösung, Sublimat conc. + Alkohol abs. (1 : 1) und Hermannsches Gemisch zur Fixierung brauchbar. Abgesehen vom Formol, haben diese Mittel den Nachteil, daß die Muskelzellen und Eier oft stark aufquellen und letztere z. B., statt frei in der Körperhöhle zu liegen, sich gegeneinander abplatten und zusammenkleben. Auch die Epithelzellen, deren freie Außenfläche im Leben normalerweise eben ist, erscheinen am konservierten Material meist mehr oder weniger vorgewölbt. In andern Fällen, z. B. manchmal bei Hermannscher Flüssigkeit, hebt sich das Epithel streckenweise blasenförmig ab.

Ebenso ungünstig verhält sich *Buddenbrockia* den verschiedenen Färbungsmitteln gegenüber. Fast alle Gewebskerne sind chromatinarm und färben sich nicht dunkler als das Zellplasma; nur die Binnenkörper treten dunkler hervor. Nach vielen vergeblichen Versuchen verwandte ich zur Färbung der Totalpräparate Alauncarmin, der Schnitte Eisenhaematoxylin nach Heidenhain mit darauffolgender Eosinfärbung.

Bevor ich meine Ergebnisse schildere, möchte ich erwähnen, daß inzwischen eine Arbeit von F. Braem (1911) über Bryozoen und deren Parasiten erschien, in welcher der Verf. auch *Buddenbrockia plumatellae* nach konserviertem Material beschreibt. Seine Schilderung deckt sich bis auf geringe Abweichungen mit meinen ersten Ansichten und bringt keine neuen Tatsachen. Dagegen deutet F. Braem die Parasiten als Sporocysten von Trematoden. Durch diese Arbeit werden als Fund-

orte für *Buddenbrockia* Königsberg i. Pr. und der Issyk-Kul, ein See in Turkestan, angegeben, so daß der Parasit ein weites Verbreitungsgebiet (Belgien, Schleswig-Holstein, Rheinpfalz, Prov. Preußen, Turkestan) zu haben scheint. Es fällt auf, daß bisher noch keine Beschreibung dieser eigentümlichen und doch keineswegs sehr kleinen Organismen vorliegt, die wohl von manchen Forschern schon gesehen, aber nicht näher beachtet wurden.

Jüngste Stadien ohne Körperhöhle.

Die jüngsten Stadien, die ich an der Leibeshöhlenwand der Plumatellen fand, sind kleine ellipsoide Gebilde (Taf. IV, Fig. 1 u. Taf. V, Fig. 1). Ihr Längsdurchmesser beträgt etwa 0,020—0,030 mm. Sie sind von einem aus polygonalen Zellen mit bläschenförmigen Kernen bestehenden Epithel bedeckt. Das kompakte Innere besteht ebenfalls aus im Querschnitt polygonalen Zellen, die ein gleichartiges Aussehen haben. Ihre Kerne sind kugelige Bläschen mit chromatischem Binnenkörper.

Ein etwas größeres Exemplar von etwa 0,050 mm Länge ist auf Taf. V, Fig. 2 dargestellt. Taf. IV, Fig. 2 u. Taf. V, Fig. 3 zeigen Stadien von 0,060—0,070 mm Länge, welche birnförmige Gestalt besitzen. Das verjüngte Ende, das ich von jetzt ab das proximale nennen will, ist an der Leibeshöhlenwand der Plumatellen befestigt. Über die Art der Befestigung konnte ich längere Zeit keinen Aufschluß erhalten. In vielen Fällen sah ich dann ein feines hyalines Fädchen sich vom proximalen Ende des Parasiten bis zur Leibeshöhlenwand der Bryozoen erstrecken, wie ich es auf Taf. V, Fig. 6 von einem älteren Exemplar abgebildet habe. Dies erkennt man am besten mit starker Vergrößerung bei Betrachtung ungefärbter Präparate in Wasser. Das Fädchen schien mir nicht von den Epithelzellen des Parasiten, sondern von den ersten inneren Zellen auszugehen, deren Kerne in manchen Fällen ein etwas abweichendes Aussehen hatten, indem ihre Binnenkörper unregelmäßige Gestalt angenommen hatten. Dies würde für eine Beteiligung des Chromatins bei der Ausscheidung des Fädchens sprechen. Ich teile diese Beobachtung einstweilen unter Vorbehalt mit, da ich sie für noch nicht gesichert ansehe. Auch an Schnittpräparaten habe ich noch keine deutlichen Bilder erhalten und sehe daher von einer bildlichen Darstellung ab.

Die birnförmige Gestalt der jungen Stadien geht allmählich in eine keulenförmige über (Taf. IV, Fig. 3), ohne daß sich zunächst eine weitere Veränderung zeigt. Dann beginnen aber von einer Länge von etwa

0,150 mm an die inneren Zellen sich zu differenzieren, indem zugleich ein mittlerer Hohlraum im Innern des dickeren distalen Körperendes entsteht.

Noch festsitzende Stadien mit Körperhöhle.

Auf Taf. IV, Fig. 4 ist ein junges Stadium mit schon differenzierten inneren Zellen dargestellt. Man kann drei Schichten an der Wand des dickeren Körperabschnittes unterscheiden. Außen das Epithel, darauf folgend die Muskulatur und ganz innen eine Schicht großer Zellen, die ich in meinen früheren Mitteilungen als Oogonien beschrieben habe. Auszunehmen sind nur die entsprechenden Zellen des distalen Körperendes. Auf Fig. 4 begrenzen die Oogonien einen centralen Hohlraum, den ich als Körperhöhle bezeichnen will. Dieselbe befindet sich bei allen größeren Exemplaren, fehlt jedoch oft noch den jüngeren bei beginnender Zelldifferenzierung. Überhaupt ist die Umwandlung der Exemplare eine ganz allmähliche.

Während dieser Zeit wachsen die Buddenbrockien sehr stark. In der folgenden Tabelle habe ich die Maße einiger festsitzender Exemplare mit Körperhöhle zusammengestellt.

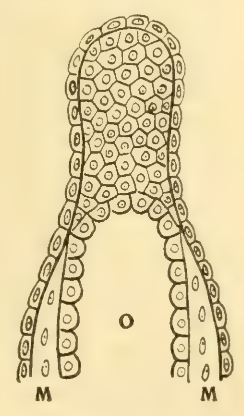
Dickerer Körperabschnitt		Dünner Körperabschnitt	
Länge	Breite	Länge	Breite
0,160 mm	0,030 mm	0,080 mm	0,008 mm
0,200 »	0,030 »	0,060 »	0,015 »
0,260 »	0,040 »	0,060 »	0,020 »
0,450 »	0,040 »	0,100 »	0,016 »
0,900 »	0,040 »	0,120 »	0,020 »
1,200 »	0,040 »	0,200 »	0,020 »

Der Bau dieser Stadien ist auf den Fig. 5 u. 6 der Taf. IV u. V zu erkennen. Das Epithel und die inneren Zellen des proximalen Körperendes sind unverändert. Nur an den Übergangsstellen zum dickeren Körperabschnitt gehen von letzteren die central gelegenen in die Gestalt der Oogonien über, während die an das Epithel grenzenden spindelförmig werden und sich in Muskelzellen umwandeln (Taf. V, Fig. 5 *m*). Auf einem Querschnitt (Taf. IV, Fig. 13 *m*) sieht man, daß die Muskulatur aus vier Wülsten besteht, die im Querschnitt durch je eine große, den Oogonien zunächst sehr ähnliche Zelle (*z*), getrennt werden. An Totalpräparaten kann man erkennen, daß die vier Muskelwülste sich der Länge nach durch den ganzen dickeren Körperabschnitt des Parasiten erstrecken und zwischen ihnen vier Reihen der großen Zellen *Z* verlaufen. Da alle größeren Exemplare etwas um ihre Längsachse tor-

diert erscheinen, so werden im optischen Längsschnitt an der Körperwand abwechselnd die Muskelwülste (*m*) und die Zellreihen (*z*) sichtbar (Taf. IV, Fig. 6). Die jüngsten Oogonien sind zunächst etwas kleiner, oder ebenso groß als die Epithelzellen, die eine Höhe von etwa 0,004 mm haben (Taf. IV, Fig. 6 *o*), wachsen aber bald und färben sich dunkler als alle Gewebszellen, mit Ausnahme der mit *z* bezeichneten. Ihr Kern ist ein kugeliges Bläschen mit chromatischem Nucleolus.

Frei in der Leibeshöhle von Plumatella lebende junge Stadien.

Die Umwandlung der eben geschilderten festsitzenden zu freien Stadien ist hauptsächlich durch die allmähliche Umbildung des proximalen Körperendes charakterisiert, die in der oben beschriebenen Zelldifferenzierung besteht. Diese erfolgt langsam, und noch lange lassen sich Reste dieses Körperendes erkennen (siehe Textfigur 1).



Textfig. 1.

Die zuerst spindelförmigen Muskelzellen nehmen allmähliche bandförmige Gestalt an. Näheres hierüber werde ich bei Schilderung der erwachsenen Stadien berichten. Die Zellen *Z* der vier Längsreihen lassen sich jetzt schon deutlich von den Oogonien unterscheiden (Taf. IV, Fig. 14 *Z*), indem in jeder ein oder zwei ansehnliche vacuolenartige Einschlüsse auftreten. Die Oogonien sind größer geworden (Taf. V, Fig. 7). Am distalen Körperende fallen den Oogonien entsprechende Zellen (Taf. IV, Fig. 7 *sp*) durch besondere Größe auf, die sich in ihrer weiteren Entwicklung mit Wahrscheinlichkeit als Spermatiden zu erkennen geben.

Das auf Taf. IV, Fig. 7 abgebildete Exemplar von mittlerer Größe war 1,5 mm lang und 0,040 mm breit. Ein 1,4 mm langes und 0,040 mm breites Exemplar hatte noch ein 0,040 mm langes massives proximales Körperende (Textfig. 1).

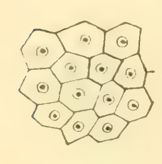
Erwachsene Stadien.

Als erwachsene Stadien möchte ich diejenigen bezeichnen, deren Muskulatur ihre endgültige Ausbildung erhalten hat, und deren Eier, losgelöst, frei in der Körperhöhle flottieren (Taf. IV, Fig. 8). Auch die Spermatiden haben nunmehr ein charakteristisches Aussehen erhalten. Natürlich finden sich von diesen Stadien zahlreiche allmähliche

Übergänge zu den vorigen; eine scharfe Grenze läßt sich daher nicht ziehen.

Das mittelgroße abgebildete Exemplar war 2,1 mm lang und 0,1 mm breit. Kleinere und größere Exemplare beobachtete ich, doch keines über 3 mm lang, während BRAEM bei Königsberg zwei Exemplare von 3,2 und 3,6 mm Länge gefunden hatte.

Das Epithel dieser, wie der jüngeren Stadien besteht aus polygonalen Zellen (Textfig. 2), die ich, wie auch BRAEM bemerkt, nach meinem früheren Material nicht ganz richtig gezeichnet hatte. An lebenden gestreckten Exemplaren erscheint ihre freie Fläche vollkommen eben (Taf. IV, Fig. 16 *e*), an konkav gebogenen Körperstellen wölbt sie sich indessen, wie es bei konserviertem Material stets mehr oder weniger der Fall ist (Taf. IV, Fig. 11—14 u. Taf. V, Fig. 1—7, 8 u. 13), und wohl teilweise auf einer leichten Kontraktion beruht. Die Höhe der Epithelzellen beträgt bei lebenden Exemplaren etwa 0,004 mm. Sind die Buddenbrockien schon längere Zeit außerhalb der Wirtstiere im Wasser, so beginnen die Epithelzellen sich vorzuwölben, sich später abzukugeln und loszulösen, so daß man noch ganz bewegliche Exemplare ohne Epithel antreffen kann. Auch zu langsam eindringende Fixierungsflüssigkeiten bringen die Epithelzellen zur Vorwölbung (Quellung).



Textfig. 2.

Daß Exemplare ohne Epithel noch einige Zeit leben können, beruht wohl auf dem Vorhandensein der von mir schon in meinen ersten Mitteilungen erwähnten Grenzlamelle unterhalb des Epithels.

Die vier Muskelwülste (*m*) erstrecken sich bei den erwachsenen Exemplaren von einem bis zum andern Körperende, wo sie spitz auslaufen. Im ganzen Verlauf werden sie von den oben erwähnten Zellreihen *Z* getrennt. Da alle Exemplare auch die gerade gestreckten, ein wenig um ihre Längsachse tordiert erscheinen, so beschreiben die Muskelwülste weite Schraubenwindungen. Sie sehen schräg (also nicht in der Längsrichtung) gestreift aus, was auf der in allen vier Wülsten gleichgerichteten Anordnung der einzelnen Muskelzellen beruht, die in schräger Richtung die Wülste durchziehen (Taf. V, Fig. 8—10 *m*). An lebenden Exemplaren (Taf. IV, Fig. 16 *m*) sieht man im optischen Längsschnitt gar keine Zellgrenzen, sondern nur die ovalen Kerne der Muskelzellen. Auch an konservierten Exemplaren erkennt man nur bei Flächenbetrachtung die Zellgrenzen, die auf Schnitten deutlicher zu erkennen sind. Wegen des spiraligen Verlaufs der Muskelwülste und der schrägen Anordnung ihrer Zellen erhält man auf einem genauen

Querschnitt durch den Körper keinen wirklichen Querschnitt durch die Wülste und besonders durch ihre Zellen, die bald breiter, bald schmäler erscheinen.

Ein richtiges Bild von der Gestalt der Muskelzellen erhält man durch Maceration, zu der sich 35 % Kalilauge am besten bewährte. An so isolierten Muskelzellen erkennt man ihre bandförmige Gestalt (Taf. V, Fig. 11). In beiden Rändern des Bandes verläuft eine ansehnliche, im Querschnitt nicht kreisrunde, sondern abgeflachte Fibrille (*f*). Da die Zellen jedes Muskelwulstes hochkantig nebeneinander stehen, so kommen die Fibrillen unter die Oberfläche des Muskelwulstes zu liegen, wie man an Querschnitten am besten erkennen kann (Taf. V, Fig. 12 u. 13 *f*). Erst bei erwachsenen Exemplaren finden sich die Fibrillen ausgebildet. Bei starker Vergrößerung sehen sie quergestreift aus (Taf. IV, Fig. 15), was auf der einreihigen Anordnung der Plasmawaben beruht, wie es u. a. an den Myonemen einiger Infusorien festgestellt ist.

Die Kerne der Muskelzellen sind oval und haben einen kleinen chromatischen Binnenkörper, der oft an einem Ende des Kernes liegt. In ihrer Gesamtheit zeigen die Kerne eine reihenweise Anordnung (Taf. V, Fig. 9). Auf Querschnitten trifft man meist nur zwei Kerne an. Hierbei will ich erwähnen, daß die Muskelwülste auf Querschnitten in der Mitte oft leicht eingeschnürt erscheinen (Taf. V, Fig. 12). Ob das auf eine Anordnung der Muskelzellen in zwei Gruppen zurückzuführen ist und die Lagerung der Kerne damit in Zusammenhang steht, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die vier gleichartigen zwischen den Muskelwülsten eingeschalteten Zellreihen (*Z*) erstrecken sich ebenfalls durch die ganze Länge des Körpers. Auf Taf. V, Fig. 8 ist ein Stück eines etwas plattgedrückten Exemplars dargestellt, von dem zwei Zellreihen im optischen Längsschnitt, die dritte, mittlere, von der Fläche sichtbar ist. Von letzterer ist ein kleineres Stück in Fig. 10 bei starker Vergrößerung gezeichnet. Daß die Zellen sich gegenseitig nicht berühren, mag eine Folge der Fixierung sein. Das Plasma der Zellen ist wabig und enthält einige kleine Körnchen. Außerdem finden sich große, sich schwach färbende vacuolenähnliche Einschlüsse und ein Kern, der im Aussehen von den übrigen Gewebskernen abweicht. Sein Plasma, in dem noch kleine Körnchen eingelagert sind, ist wabig und färbt sich mit Kernfarbstoffen. Nach den benachbarten Muskelwülsten senden die Zellen feine Fortsätze aus; jedenfalls erhält man diesen Eindruck an konserviertem Material.

Am lebenden ist die Beobachtung durch die Beweglichkeit und große Durchsichtigkeit der Buddenbrockien erschwert.

Über die Funktion der Zellreihen vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen. Man könnte an eine nervöse oder excretorische denken; letztere halte ich für am wahrscheinlichsten.

Am proximalen Ende (Taf. V, Fig. 7) finden sich auch bei erwachsenen Exemplaren unter dem Epithel polygonale, aber meist in die Länge gestreckte Zellen. In diese gehen die Zellreihen (*Z*) über, und hier laufen auch die Muskelwülste spitz aus.

Die frei in der Körperhöhle flottierenden Eier haben im Leben einen Durchmesser von etwa 0,012 mm, ihr Kern 0,06—0,07 mm. Das Plasma ist feinwabig und enthält einige Körnchen eingelagert (Taf. IV, Fig. 16). Der Eikern erscheint als homogenes kugeliges Bläschen in welchem ein ansehnlicher Nucleolus liegt. Mit Kernfarbstoffen färbt sich nur der letztere, der in einigen Fällen das auf Taf. V, Fig. 13 *o* abgebildete Aussehen hatte. Das Ausstoßen von Richtungskörperchen habe ich im Leben nicht beobachten können, fand aber Reifungsspindeln und in einigen Exemplaren an jedem Ei ein oder zwei Körnchen, die nur Richtungskörperchen sein können.

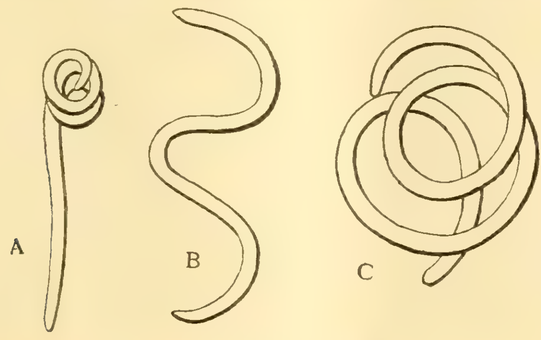
Die am distalen Körperende auf den Muskelwülsten gelegenen Zellen (*sp*), die ich für Spermatiden halte, haben jetzt ein eigenartiges Aussehen erhalten (Taf. IV, Fig. 11 u. 12 *sp*). Bei Betrachtung von Totalpräparaten bei schwacher Vergrößerung hat man den Eindruck, als ob das zwischen den Zellen eingeengte Körperlumen von einem fein längsgestreiften Strang erfüllt wäre (Taf. IV, Fig. 8). An Schnitten und bei Anwendung stärkerer Vergrößerung (Taf. IV, Fig. 11 u. 12) sieht man, daß die Zellen kubische Gestalt haben. Ihr Kern ist kugelig und färbt sich etwas dunkler als die Eikerne. Außer dem Kerne enthalten die Zellen kugelige mit Eosin stark färbbare Einschlüsse, die anscheinend teilweise ausgestoßen werden (Taf. IV, Fig. 12). Auf der freien Zellfläche sitzt ein kappenartiges oder halbkugeliges Gebilde (Taf. IV, Fig. 9), von dessen Pol ein 0,015—0,020 mm langer schwanzartiger Anhang im rechten Winkel entspringt. Durch Druck lassen sich die Zellen von den Muskelwülsten ablösen und kugeln sich dann ab (Taf. IV, Fig. 9 links). Eine Bewegung des Schwanzes habe ich niemals beobachtet.

Trotz der eigentümlichen Gestalt möchte ich die Zellen für Spermatiden halten. Wenn *Buddenbrockia*, wie ich nunmehr anzunehmen geneigt bin, ein Nematode ist, so könnte man auf eine gewisse Ähnlichkeit der Zellen (*sp*) mit den Spermatozoen von *Oxyuris ambigua* Rud.

hinweisen (siehe Löwenthal 1889). Genaueren Aufschluß muß die Verfolgung des späteren Schicksals dieser Zellen geben.

Bewegungsweise der Buddenbrockia.

Die frei in der Leibeshöhle von *Plumatella* lebenden Stadien besitzen eine große Beweglichkeit und Biegsamkeit. Innerhalb der Bryozoen fixierte Exemplare sind oft in vielen Windungen gekrümmt. Präpariert man die lebenden Parasiten vorsichtig heraus und beobachtet sie frei im Wasser, so strecken sie sich zunächst gerade. Dann erfolgt plötzlich eine spiralige Zusammenrollung des ganzen Körpers (Textfig. 3 *C*) und darauf wieder ein langsames Ausstrecken. Oft krümmt sich nur das



Textfig. 3.

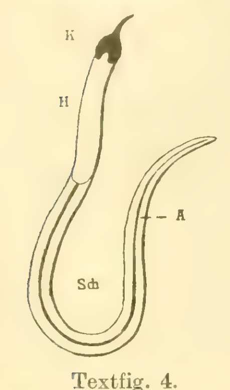
eine Körperende zu einer Spirale ein (Textfig. 3 *A*) oder ein oder beide Enden vollführen pendelnde Bewegungen. Eine eigentliche Fortbewegung findet somit nicht statt. Die spiralige Bewegung des Körpers ist natürlich eine Folge der Anordnung der Muskelzellen, die alle in derselben Richtung schräg durch die Muskelwülste, also spiralig zur Körperlängsachse verlaufen.

Die aus den Bryozoen herauspräparierten Buddenbrockien vermögen nur wenige Stunden im Wasser zu leben. Dann werden die Bewegungen allmählich langsamer und beschränken sich schließlich auf die Körperenden, bis sie endlich ganz aufhören.

Verhalten der Spermatozoen von Plumatella zu den Eiern der Buddenbrockia.

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Spermatozoen von *Plumatella* zu den Eiern des Parasiten. Man findet häufig Buddenbrockien, die dunkler und weniger durchsichtig sind als normalerweise. Dies kommt daher, daß eine große Anzahl ihrer Eier, besonders am proxi-

malen Körperende eigentümliche und zunächst unerklärliche Einschlüsse enthalten (Taf. IV, Fig. 10, Taf. V, Fig. 14 *Sp*). Die Eier selbst sind stark aufgequollen und von dem ebenfalls verquollenen Kern ist nur noch die Membran vorhanden. Innerhalb derselben liegt ein stark lichtbrechendes kugeliges bis birnförmiges Gebilde. Manchmal findet man solche auch zwischen den Eiern. Auf Fig. 15 (Taf. V) habe ich verschiedene derartige Gebilde dargestellt.



Textfig. 4.
Spermatozoon von Plumatella fungosa. *K*, Kopf; *H*, Hals; *Sch*, Schwanz; *A*, Achsenfaden.

Eine Deutung für diese Befunde erhielt ich durch eine im Juni 1910 an lebendem Material gemachte Beobachtung. Ich sah, wie sich Spermatozoen von *Plumatella*, von deren Aussehen nebenstehende Textfig. 4 ein Bild geben mag, durch das Epithel in die Buddenbrockien einbohrten und dann mit dem Kopf in die Eizellen eindrangen. Der zurückbleibende Hals und Schwanz quellen auf und verschwinden, während man die Köpfe wenig verändert in den zerstörten Eiern findet.

Auf diese Weise wird eine große Anzahl von Eiern der *Buddenbrockia* vernichtet, so daß die Spermatozoen bei schwacher Infektion ein ziemlich wirksames Abwehrmittel gegen die Vermehrung der Parasiten sind. Mir ist kein dieser Beobachtung analoger Fall bekannt.

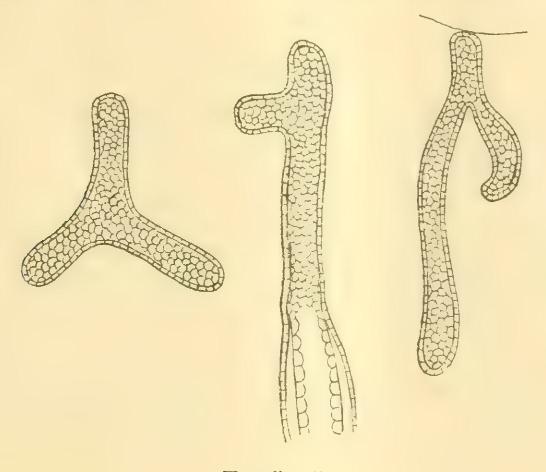
Vergleich der Ergebnisse mit meinen früheren.

Nach meinen neueren Untersuchungen bin ich geneigt, meine früheren an weniger gutem und spärlichem Material gewonnenen Ergebnisse in mehreren Punkten zu revidieren. Was zunächst die früher beschriebenen kleinen zweischichtigen Stadien anbelangt, so halte ich sie für Produkte einer ungenügenden Konservierung. Ich habe unter den vielen tausenden Buddenbrockien, die ich jetzt durchgesehen habe, niemals solche zweischichtige Stadien gefunden. Dagegen sah ich im Innern der verjüngten proximalen Enden festsitzender Stadien in einigen Fällen Spalträume auftreten, die auf Schnittpräparaten solche Bilder ergaben. Durch derartige Spalträume dürfte ich wohl früher getäuscht worden sein. Braem bildet allerdings auch ein Stück eines Längsschnittes ab, bei dem das Epithel nur von einer Zellschicht bekleidet erscheint. Vielleicht könnte der Längsschnitt durch die zwei gegenüber liegenden Zellreihen (*Z*) geführt worden sein.

Von den Muskelwülsten, deren Konservierung und Studium am

schwierigsten ist, habe ich früher nur das Vorhandensein von vier Längswülsten richtig erkannt. Die in meiner früheren Arbeit auf Taf. XXIIIa abgebildeten Muskelzellen sind nur Reste von solchen. Die Zellreihen *Z* habe ich früher jedenfalls nicht von den Oogonien unterschieden.

Dagegen gelang es mir in meiner früheren Arbeit, die innere Entwicklung der Embryonen festzustellen, die ich jetzt leider nicht verfolgen konnte. Ob die Embryonen sich in den gleichen Plumatellen weiterentwickeln, oder ins Freie gelangen und andre Kolonien infizieren, wäre noch festzustellen. Ich halte es jetzt für wahrscheinlich, daß aus ihnen die jungen auf Taf. IV, Fig. 1 dargestellten Stadien hervorgehen.



Textfig. 5.

Ich beschrieb früher einige von der typischen Wurmgestalt abweichende erwachsene Exemplare, und auch Braem bildet ein solches ab. In meinem neuen Material fand ich nur junge anormale Exemplare, wie auf obenstehender Textfig. 5 abgebildet.

Auf Grund ihres einfachen Baues glaubte ich früher *Buddenbrockia* zu den Mesozoen stellen zu müssen, wofür auch die Gestalt der Embryonen zu sprechen schien. Auch Braem zog diese Organismengruppe in Erwägung, hielt dann aber die Deutung der *Buddenbrockia* als Sporocyste eines Trematoden für wahrscheinlicher.

Ich nehme nunmehr auf Grund meiner neuen Untersuchung an, daß die *Buddenbrockia* nicht zu den Mesozoen zu stellen ist. Die gutentwickelte, wohl als mesodermal zu deutende Muskulatur spricht meines Erachtens dagegen. Auch der Deutung Braems vermag ich

mich nicht anzuschließen, sondern glaube, daß *Buddenbrockia*, trotz mancher Abweichungen von den typischen Vertretern dieser Gruppe, als ein sehr rückgebildeter Nematode zu betrachten ist[1].

Im nächsten Jahre hoffe ich an die Lösung einiger der noch offenen Fragen über die Spermiogenese, Befruchtung und Furchung der Eier, Bau und Entwicklung der Embryonen, Überwinterung der Parasiten und Neuinfektion der Bryozoen gehen zu können.

Zum Schlusse möchte ich Herrn Geheimrat Bütschli für manche wertvolle Ratschläge, sowie für die Durchsicht meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Heidelberg, im Dezember 1911.

Literatur.

F. Braem, Beiträge zur Kenntnis der Fauna Turkestans auf Grund des von D. D. Pedaschenko gesammelten Materials. VII. Bryozoen und deren Parasiten. In: Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St.-Pétersbourg. Bd. XLII. Lief. 2. 1911.

L. Löwenthal, Die Spermiogenese bei Oxyuris ambigua. In: Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VI. 1889.

O. Schröder, Eine neue Mesozoenart (Buddenbrockia plumatellae n. g. n. sp.) aus Plumatella repens L. und Pl. fungosa Pall. In: Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse. Jahrgang 1910.

— Buddenbrockia plumatellae, eine neue Mesozoenart aus Plumatella repens L. Pl. fungosa Pall. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. Hft. 3. 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

e, Epithel;
f, Fibrillen der Muskelzellen;
m, Muskelwülste;
n, Kern der Eier;
o, Eier;
sp, Spermatiden;
Sp, Spermatozoen der Plumatellen;
z, Zellstreifen.

Tafel IV.

Fig. 1—6. Festsitzende Stadien.

Fig. 1. Jüngstes ellipsoides Stadium. Vergr. 200/1.

[1] Es ist nicht ohne Interesse, daß, wie mir Herr Geheimrat Bütschli mitteilte, schon im Anfang der 1890er Jahre die *Buddenbrockia* im Zoologischen Institut zu Heidelberg erstmals aufgefunden wurde und von den Herren Bütschli und Blochmann bei flüchtiger Untersuchung in ihr ein sehr stark rückgebildeter Nematode vermutet wurde. Eine genauere Untersuchung, die Herr Schewiakoff begann, kam nicht zum Abschluß.

Fig. 2. Etwas älteres birnförmiges Stadium. Vergr. 200/1.

Fig. 3. Etwas älteres keulenförmiges Stadium. Vergr. 200/1.

Fig. 4. Desgleichen mit differenzierten inneren Zellen und Körperhöhle. Vergr. 200/1.

Fig. 5. Älteres solches Stadium. Vergr. 200/1.

Fig. 6. Älteres Stadium, an welchem außer den Oogonien und Muskelwülsten, die Zellstreifen *z* sichtbar sind. Vergr. 200/1.

Fig. 7 u. 8. Frei in der Leibeshöhle von *Plumatella* lebende Stadien.

Fig. 7. Junges Exemplar mit festsitzenden Oogonien (*o*) und Spermatiden (*sp*). Vergr. 200/1.

Fig. 8. Erwachsenes Exemplar mit losgelösten Eiern. Vergr. 200/1.

Fig. 9. *a*, losgelöste Spermatide; *b*, deren Anhang von der Fläche; *c*, desgleichen von der Kante gesehen. Vergr. 1000/1.

Fig. 10. Proximales Körperende mit Eiern die Köpfe von Plumatellen-Spermatozoen (*Sp*) enthalten. Vergr. 200/1.

Fig. 11. Längsschnitt durch das proximale Ende eines erwachsenen Exemplars. Vergr. 1000/1.

Fig. 12. Desgleichen Querschnitt. Vergr. 1000/1.

Fig. 13. Querschnitt durch ein junges, noch festsitzendes Exemplar. Vergr. 500/1.

Fig. 14. Querschnitt durch ein Exemplar wie in Fig. 7 dargestellt. Vergr. 500/1.

Fig. 15. Fibrillen der Muskelzellen mit deutlicher Wabenstruktur.

Fig. 16. Optischer Längsschnitt durch die Körperwand eines erwachsenen Exemplars. Vergr. 1000/1.

Tafel V.

Fig. 1—6. Festsitzende Stadien.

Fig. 1—4. Jüngste Stadien ohne Körperhöhle. Vergr. 1000/1.

Fig. 5. Proximales Ende eines Exemplars mit begonnener Zelldifferenzierung und Körperhöhle. Vergr. 1000/1.

Fig. 6. Proximales Ende eines festsitzenden Exemplars mit dem wahrscheinlich zur Befestigung dienenden Fädchen. Vergr. 1000/1.

Fig. 7. Proximales Ende eines beinahe erwachsenen Exemplars. Vergr. 1000/1.

Fig. 8. Stück eines etwas breitgedrückten Exemplars, an welchem drei der Zellreihen (*z*) zu erkennen sind. Vergr. 500/1.

Fig. 9. Partie eines Muskelwulstes mit reihenweise angeordneten Kernen. Vergr. 1000/1.

Fig. 10. Partie aus einem Zellstreifen (*z*). Vergr. etwa 1500/1.

Fig. 11. Stück einer isolierten Muskelzelle. Vergr. 1000/1.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Muskelwulst. Vergr. 1000/1.

Fig. 13. Stück eines Querschnittes durch ein erwachsenes Exemplar. Vergr. 1000/1.

Fig. 14. Eier mit Köpfen der Plumatellen-Spermatozoen. Vergr. 1000/1.

Fig. 15. Köpfe ven Plumatellen-Spermatozoen. Vergr. 1000/1.

Zur Frage der systematischen Stellung von Limnocodium Sowerbyi.

Von

Dr. **Robert Douglas** (†)
(München).

Mit 2 Textfiguren und Tafel VI.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde von Herrn Dr. ROBERT DOUGLAS im Zoologischen Institut der Universität München unter Leitung von Herrn Geheimrat Professor Dr. R. v. HERTWIG und unter Beihülfe von Herrn Prof. Dr. O. MAAS in den Jahren 1905 und 1906 verfaßt, auf Grund eines reichen Materials der Süßwassermeduse *Limnocodium*, das im Jahre 1905 hier in München konserviert werden konnte. Schon 1906 war die Arbeit abgeschlossen, doch war noch eine genaue Durcharbeitung erforderlich. Eine lange, schleichende Krankheit verhinderte den Verfasser von Jahr zu Jahr, diese Durcharbeitung vorzunehmen; endlich, im Frühjahr 1911, war dieselbe zum großen Teil erfolgt, doch raffte ihn bald darauf, am 17. Juli 1911, ein früher Tod dahin. Kollegen und Freunde trauern um den so früh Dahingegangenen.

Der Unterzeichnete hat sich nun der Aufgabe unterzogen, die letzte Hand an die Arbeit zu legen, deren Drucklegung besorgt und überwacht. Möge die nunmehrige Veröffentlichung das Andenken an den Toten wachhalten!

Dr. **E. Stechow.**

Im Sommer des Jahres 1905 wurde im *Victoria regia*-Bassin des Münchener botanischen Gartens *Limnocodium Sowerbyi* beobachtet. Bekanntlich wurde diese Meduse zum ersten Male im Jahre 1880 im *Victoria regia*-Bassin des Regents-Park in London gefunden, wo sie mehrere Jahre nacheinander auftauchte und von GÜNTHER, ALLMAN, FOWLER und RAY LANKESTER beschrieben wurde. Durch Überführung von Pflanzen wurde sie auch in einige andere botanische Gärten Englands, z. B. nach Sheffield, verschleppt. Auch in Lyon ist sie, ebenfalls in

einem *Victoria regia*-Bassin, beobachtet worden (Vaney & Conte 1901). Ferner wurde sie in Amerika, in einem Aquarium in Washington, gefunden (C. W. Hargitt 1908), hier jedoch nicht zusammen mit der *Victoria regia.*

Im Münchener Botanischen Garten erschienen die Tiere ursprünglich nur an einer bestimmten Stelle des großen Bassins. Diese Stelle war der am weitesten von Zu- und Abfluß entfernte Teil des Bassins, zugleich derjenige, der am meisten den Sonnenstrahlen ausgesetzt war. Ob das nur ein Zufall war, oder seinen Grund in den Lebensgewohnheiten der Tiere hatte, vermag ich nicht zu entscheiden. Erst einige Wochen später, als ihre Zahl bedeutend zugenommen hatte, fand man sie über das ganze Bassin verbreitet. Zur Beobachtung in große Gläser gebracht, schwammen die Tiere, wenn das Wasser genügend warm war (etwa 25° C.), äußerst lebhaft umher, wobei sie sich nicht selten umstülpten, so daß die Exumbrella nach innen, die Subumbrella mit Gonaden und Manubrium nach außen zu liegen kam. Ich habe niemals beobachtet, daß sie sich aus dieser Lage befreien konnten, wenn ihnen nicht ein günstiger Wasserstrudel zu Hilfe kam. Ihre Nahrung bestand vorwiegend aus kleinen Crustaceen, doch habe ich einzelne Exemplare gefunden, deren Magen vollständig mit *Arcella vulgaris* vollgepfropft war.

I. Anatomischer Teil.

Äußere Beschreibung.

Mit der äußeren Beschreibung des Tieres kann ich mich ziemlich kurz fassen, da dieselbe bereits von den genannten Autoren erschöpfend gegeben worden ist. Das erwachsene Tier hat einen Durchmesser von etwa 15 mm. Die äußerst bewegliche Glocke ist beim Schwimmen bald hoch gewölbt, bald fast ganz eben ausgebreitet; bei jungen Tieren ist die Glocke im allgemeinen weniger beweglich und höher, so daß ein Radialschnitt durch das ganze Tier das Aussehen einer Parabel hat.

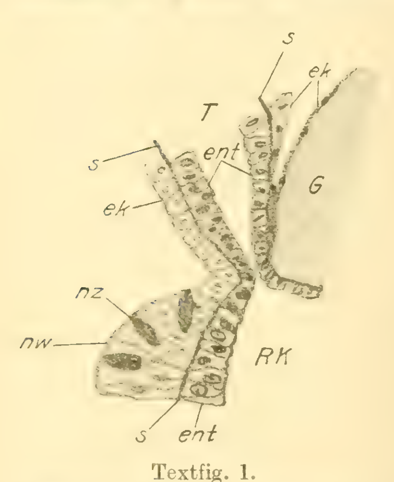
Die Tentakel, welche auf der Exumbrella nahe der Insertionsstelle des Velums sitzen, teilt Ray Lankester in primäre, sekundäre und tertiäre Tentakel ein. Seine primären Tentakel sind nichts weiter als perradiale Tentakel. Sie sitzen nicht am Glockenrande auf, sondern stehen auf einem Kreise, der in einiger Entfernung von diesem nach dem Apex zu gelegen ist; wenn man die Glocke mit einer Halbkugel der Erde vergleicht, so daß der Glockenrand dem Äquator entspricht, so würden die primären Tentakel auf einem Breitengrade der gemäßigten Zone sitzen. Ihre Zahl ist, entsprechend der Zahl der Radialkanäle, vier. Sie werden bei den jungen Exemplaren immer zuerst gebildet; bei den von mir untersuchten waren sie immer schon vorhanden. An

Länge und Dicke übertreffen sie, auch bei ausgewachsenen Exemplaren, alle übrigen Tentakel.

Die (nach Ray Lankester) sekundären Tentakel werden nach den primären angelegt. Sie bleiben dauernd kleiner als die primären; ihre Lage ist, um das Bild von der Halbkugel beizubehalten, auf einem Breitengrade zwischen der gemäßigten Zone und dem Äquator.

Die (nach Ray Lankester) tertiären Tentakel werden zuletzt gebildet. Sie bleiben immer am kleinsten, ihre Zahl nimmt dauernd zu, ihre Lage ist dem »Äquator« am nächsten.

Ich habe nur zwei Arten von Tentakeln finden können: die perradialen, die genau den primären Ray Lankesters entsprechen, und die interradialen. Erstere sind durch ihre Größe und Lage leicht von den anderen zu unterscheiden. Eine Unterscheidung von sekundären und tertiären Tentakeln war mir dagegen nicht möglich. Alle interradialen Tentakel werden in bezug auf Lage, Reihenfolge und Größe durchaus regellos angelegt. Anatomisch sind sie unter sich, wie auch den perradialen, völlig gleich, d. h. sie bestehen aus Entoderm, Stützlamelle und Ectoderm mit Nesselkapseln, die auf kleine, in Kreisen angeordnete Wärzchen verteilt sind. Sie sind hohl; ihr Lumen geht in das des Ringkanals durch einen feinen, oft kaum sichtbaren Kanal über. Das Entoderm

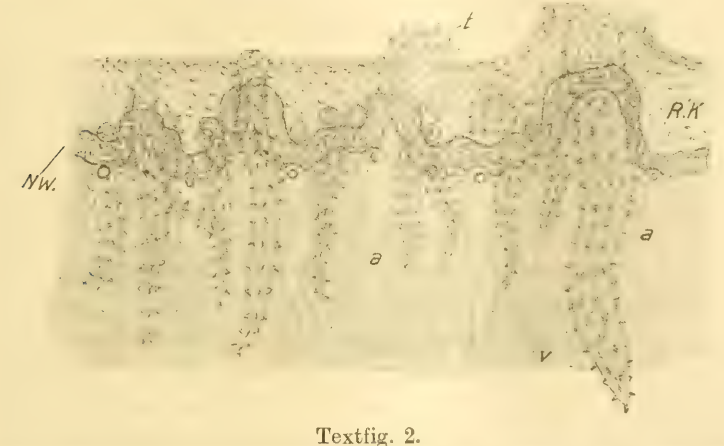


Textfig. 1.

Ansatz eines Tentakels. *T* Tentakel; *G* Gallerte; *RK* Ringkanal; *ek* Ectoderm; *s* Stützlamelle; *ent* Entoderm; *nz* Nesselzellen; *nw* Nesselwulst.

der Tentakel wird an der Stelle, wo es mit dem Entoderm des Ringkanals zusammenhängt, dünner (Textfig. 1). Haftorgane fehlen allen Tentakeln vollständig. An ihrem unteren Ende werden die Tentakel von der Gallerte umgeben, derart, daß nur der am weitesten peripher gelegene Teil frei bleibt. Man kann sich davon am besten eine Vorstellung machen, wenn man sich denkt, daß der Tentakel der Länge nach in die Gallerte hineingedrückt und darin fast ganz versunken ist; nur ein schmaler Längsstreifen des Tentakels bleibt dabei unbedeckt, da die Gallerte nicht über ihm zusammenschlägt. — Die scheinbare Verteilung der interradialen Tentakel auf mehrere übereinander liegende Kreise kommt folgendermaßen zustande: Bei ganz jungen Exemplaren

bildet der Nesselwulst einen fast glatten Kreis, nur in der Gegend der Radialkanäle zeigt er eine schwache Ausbuchtung nach dem Apex zu. Auf dem Nesselwulst sieht man zahlreiche Tentakelanlagen wie Knospen sitzen. Der Nesselwulst nimmt schnell an Länge zu, so daß er gezwungen wird, sich in mäanderartige Windungen zu legen. Dadurch werden die ursprünglich alle auf demselben »Breitengrade« sitzenden perradialen Tentakel aus ihrer Lage gedrängt. Bei einzelnen Exemplaren, bei denen der Nesselwulst besonders regelmäßige Windungen beschreibt, wird dann die Beobachtung vorgetäuscht, als ob die Tentakel auf zwei ganz bestimmten »Breitengraden« säßen. Bei weitaus den meisten Exemplaren aber verlaufen die Windungen des Nesselwulstes ganz un-



Textfig. 2.
Aufsichtsbild von einem Stück des Schirmrandes. *RK* Ringkanal; *NW* Nesselwulst; *a* Hörbläschen; *t* Tentakel; *v* Velum.

regelmäßig, und dementsprechend stehen die Tentakel regellos; und bei ganz großen, ausgewachsenen Tieren ist niemals auch nur eine Spur von einer Anordnung auf zwei bestimmten »Breitengraden« zu finden (Textfig. 2). Im Gegensatz zu GÜNTHER habe ich beobachtet, daß auch der in der Gallerte liegende Teil der Tentakelwurzel von Ectoderm überzogen ist, welches allerdings außerordentlich dünn ist. Die Tentakel werden starr nach oben aufgerichtet getragen, so daß sie mit dem nach unten in den Glockenraum herabhängenden Manubrium fast parallel liegen.

Das Velum ist von mittlerer Breite. Auf den vier Radialkanälen sitzen vier ectodermale Gonaden, die bei den beobachteten Tieren *stets männlichen* Geschlechts waren. Merkwürdigerweise sind auch von früheren Beobachtern *immer nur Männchen* gefunden worden. Das

Manubrium ist lang, hat quadratischen Querschnitt und ist am Munde in vier perradiale Zipfel ausgezogen. Das Entoderm, das den ziemlich weiten Ringkanal auskleidet, ist auf der dem Nesselwulst zugewandten Seite stark verdickt. Ein Nervenring ist von oben her sichtbar.

Die zu meinen Untersuchungen nötigen Exemplare wurden mit Chrom-Osmium-Essigsäure, Picrinessigsäure, Perenyscher Lösung und Formol konserviert. Am besten eignete sich die Perenysche Lösung, in der ich aber leider nur sehr wenige Tiere fixiert habe; dann Chrom-Osmium-Essigsäure. Formol gab wunderschöne Habituskonservierungen, aber für die histologische Untersuchung eignete sich das darin abgetötete Material ebensowenig wie das mit Picrinessigsäure fixierte. Zum Färben von Totalpräparaten benutzte ich Boraxkarmin, für Schnitte Heidenhainsches Haematoxylin mit Eosin, Delafieldsches Haematoxylin und Genzianaviolett. Die Stützlamelle, auf deren Färbung es mir am meisten ankam, färbte sich leider fast gar nicht, am besten noch mit Delafieldschem Haematoxylin. Paraffinschnitte wurden angefertigt in der Dicke von 2—5 μ.

Beschreibung der Otocysten.

Da ich mich hauptsächlich mit der systematischen Stellung von *Limnocodium* befaßt habe, so habe ich mein Hauptaugenmerk auf die Untersuchung der Hörorgane gerichtet, denn die Resultate der Untersuchungen früherer Autoren widersprechen sich vielfach, und dadurch ist natürlich der Platz, der *Limnocodium* im System angewiesen worden ist, verschieden. Bei der Betrachtung des Schirmrandes einer lebenden Meduse von der Exumbrella her gewahrte man distalwärts vom Nesselwulste, dem Nervenringe aufliegend, eine große Anzahl von Statocysten. Dieselben bestanden aus einem kugel- bis birnförmigen Körper, der sich aus einer Anzahl großer, blasiger, stark lichtbrechender Zellen zusammensetzte und in eine Blase eingeschlossen war. Diese lag mit ihrem centralen breiteren Ende in dem Winkel zwischen Velum und Exumbrella. Abweichend von allen bisher bekannten Medusen ist diese Blase aber gewaltig vergrößert und in die Länge gezogen, so daß sie mit ihrem unteren Ende, d. h. mit dem Teil, der bei manchen anderen Trachymedusen domartig nach außen vorspringt, in das Velum eingewuchert ist und sich in Form eines Blindsackes durch dessen ganze Breite bis an dessen äußersten Rand hinzieht. Häufig muß sie dabei noch Zickzackwindungen beschreiben, da ihre Länge größer ist, als die Breite des Velums. In dem an den Nervenring anliegenden weiteren Teil der Otocyste liegt ein zelliger Körper, den ich Hörkölbchen nennen

will. Dieses Hörkölbchen setzt sich, wie ich an gefärbten Totalpräparaten, vor allem aber an radial geführten Schnitten (Taf. VI, Fig. 6) konstatieren konnte, aus einer Anzahl großer, blasiger, stark lichtbrechender Zellen zusammen, welche von einer äußerst feinen epithelialen Schicht überzogen werden. Auf der dem Nervenring zugewandten Seite des Kölbchens findet man ferner eine Anzahl kleiner granulierter Zellen mit großen Kernen, die in der Masse der lichtbrechenden Zellen wie in einer Nische eingebettet liegen. Durch einen Streifen Stützlamelle hängt das Kölbchen mit der Stützlamelle des Ringkanals, die an dieser Stelle zugleich die Stützlamelle des Velums bildet, zusammen. Unmittelbar unter dieser Stelle liegt der obere Nervenring, nur vom Epithel des Bläschens und dessen Stützlamelle bedeckt. Daß die kleinen granulierten Zellen des Kölbchens Sinneszellen sind, kann ich nur aus der Analogie mit anderen Medusen und aus ihrer ectodermalen Herkunft schließen, die ich später beweisen werde. Hörhaare oder ähnliche Gebilde waren nicht vorhanden, ebensowenig in den blasigen Zellen Einschlüsse irgendwelcher Art, die den Statolithen anderer Medusen entsprochen hätten. — Unter dem oberen Nervenring ist deutlich ein schwächerer, unterer zu erkennen, von ersterem nur durch die Stützlamelle des Velums getrennt.

Wegen der stellenweise außerordentlichen Feinheit der verschiedenen Epithelien ist es nicht ohne weiteres ersichtlich, in welcher Weise das verlängerte Hörbläschen sich in das Velum einschiebt. Durch Vergleichung zahlreicher Schnitte konnte ich aber feststellen, was ich später auch ontogenetisch bestätigt fand, daß das Bläschen nur aus zwei Schichten besteht, aus einem inneren Epithel und einer äußeren Stützlamelle. Es liegt zwischen der Stützlamelle des Velums und dessen exumbrellarem Epithel. Die Stützlamelle des Velums verwächst überall da, wo sie mit der Stützlamelle des Bläschens in Berührung kommt, mit dieser, so daß es auf einem Schnitt den Anschein hat, als wäre nur eine einzige Stützlamelle vorhanden. Daß das Bläschen ursprünglich tatsächlich seine eigene, von der des Velums getrennte Stützlamelle hat, lehrt ein Blick auf den Schnitt durch ein Jugendstadium (Taf. VI, Fig. 3).

Ontogenie der Otocysten.

Da an den erwachsenen Hörorganen nicht festgestellt werden konnte, ob die Hörkölbchen ectodermalen oder entodermalen Ursprungs sind, habe ich eine Reihe von verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Ray Lankester schreibt, daß man an fast ausgewachsenen

Tieren Hörorgane auf allen Entwicklungsstufen antreffen kann, da ihre Zahl bei großen Exemplaren immer noch zunimmt. Mir ist es, trotzdem auch ich bei den Tieren, je größer sie waren, um so mehr Hörorgane gefunden habe, fast niemals geglückt, bei größeren Exemplaren Anlagen neuer Organe zu beobachten, so daß ich annehme, daß die Vermehrung der Otocysten nur zu gewissen Zeiten, und dann ziemlich rasch, vor sich geht, so daß Perioden, in denen zahlreiche Neubildungen erfolgen, mit anderen abwechseln, in denen man nur fertige Hörorgane vorfindet. Alle meine Beobachtungen über die Entwicklung der Hörorgane wurden an ganz jungen Tieren von $^1/_2$—$1^1/_2$ mm Durchmesser gemacht.

Die jüngste Anlage eines Hörorgans ist auf Taf. VI, Fig. 1 dargestellt. Es ist dies ein optischer Schnitt in der Ebene des Ringkanals durch die Mitte der Anlage. Man sieht, wie das Entoderm des Ringkanals in Form eines kleinen Kolbens in den Nesselwulst einwuchert. Wahrscheinlich bildet sich dieser entodermale Fortsatz von vornherein wenigstens teilweise durch Zellteilung; denn ich habe bei *t* eine Spindel gesehen. Ich betone das, weil Ray Lankester annimmt, daß nur wenige Zellen einwandern, sich zu blasigen umwandeln und dann erst zu teilen anfangen. Dabei behalten aber die Zellen noch vollkommen das Aussehen der übrigen Entodermzellen bei. Die Zellen des Nesselwulstes, welche von dem Entoderm nach außen gedrängt werden, bilden eine einschichtige Lage darüber. Zu beiden Seiten dieser Anlage sieht man, wie das Ectoderm eine Falte bildet, welche das Kölbchen ringförmig umschließt. Das Kölbchen ist also auf diesem Stadium von einem Wall umgeben, der aus einer doppelten Lage von Ectoderm besteht. Das ganze Gebilde erscheint jetzt als ein offenes Hörgrübchen, nur ist es nicht durch Einsenkung, sondern durch Ausstülpung der einzelnen Teile entstanden. Der Wall nimmt, dem Kölbchen fest anliegend, an Höhe immer mehr zu, bis er am Scheitel desselben zusammenwächst, wie dieses auf Taf. VI, Fig. 2, einem Radialschnitt, zu sehen ist. Die Stelle, an der sich der ringförmige Wall über dem Kölbchen geschlossen hat, bleibt noch lange Zeit hindurch daran kenntlich, daß die beiden äußeren Ectodermlagen, aus denen der ringförmige Wall gebildet wurde, dort sehr dünn sind und ineinander überzugehen scheinen. Wir haben auf dieser Entwicklungsstufe bereits alle Schichten, die wir beim erwachsenen Hörorgan wiederfinden: innen die entodermale Achse, dann die erste Ectodermlage, die später den epithelialen Überzug des Kölbchens, und die zweite mittlere Ectodermschicht, welche die innere Auskleidung des Bläschens liefert. Beide hängen an der Basis des Kölbchens zusammen. Nun müßte die Stützlamelle kom-

men, doch war es mir nicht möglich, sie nachzuweisen. Wahrscheinlich ist sie bei so jungen Tieren äußerst zart. Bei etwas älteren Exemplaren habe ich sie deutlich sehen können (vgl. Taf. VI, Fig. 3 u. 4). Die äußerste Ectodermlage beteiligt sich nicht weiter am Aufbau des Hörorganes, sie liegt wie eine Decke über der ganzen Anlage und setzt sich kontinuierlich in das Epithel der Exumbrella fort. An dem der Fig. 2 zugrunde liegenden Präparat kann man schon die ersten Anfänge eines Hohlraumes erkennen, welcher sich zwischen den beiden ectodermalen Lamellen, die das Kölbchen umgeben, ausbildet. Aus ihm geht durch Erweiterung das Lumen des Bläschens hervor. Zunächst freilich sieht man nur, wie die beiden Zellschichten etwas auseinander weichen. Die Fig. 3 und 4 zeigen dagegen schon deutlich diesen Hohlraum. Zugleich hat hier das Kölbchen sein Aussehen verändert. Die entodermale Achse hat sich am oberen Ende stark verdickt, am unteren halsartig eingeschnürt, noch immer aber ist ihr Zusammenhang mit dem Entoderm des Ringkanals deutlich erkennbar und ihre Zellen gleichen noch ganz den gewöhnlichen Entodermzellen. Der ectodermale Überzug des Kölbchens ist noch sehr dick und geht kontinuierlich in das Epithel des Bläschens über. Auf der dem Nervenring zugekehrten Seite bleibt er besonders dick; es ist dies die Stelle, an der sich die Zellen nach und nach zu Sinneszellen umwandeln (vgl. Taf. VI, Fig. 3 bis 6). Da die Entwicklung sehr ungleichmäßig vor sich geht, indem bald das Bläschen, bald das Kölbchen sich rascher ausbildet, muß ich zwei etwa gleich alte Anlagen abbilden. Bei der oben besprochenen Fig. 4 hat sich das Bläschen bereits so weit gesenkt, daß es das Velum berührt. Auf Fig. 3 dagegen liegt es noch ganz im Nesselwulst, während das Entoderm des Kölbchens sich gegen das des Ringkanals fast ganz abgeschnürt hat.

Taf. VI, Fig. 5 zeigt ein weiter vorgeschrittenes Kölbchen. Erst jetzt beginnen die entodermalen Achsenzellen sich in große, blasige, lichtbrechende Zellen zu differenzieren. Es scheint, daß nur einige wenige Entodermzellen auf Kosten der anderen wachsen, die letzteren dabei gänzlich resorbierend; denn man findet bei ausgewachsenen Kölbchen stets nur etwa vier Entodermzellen auf einem Medianschnitt, bei jungen dagegen bis zu acht. Nach Ray Lankester entsteht ein Hörorgan in der Weise, daß zuerst eine entodermale Zelle sich aus dem Verbande der anderen löst, sich differenziert und dann erst beginnt, sich zu teilen, daß also das ganze Kölbchen aus einer bereits differenzierten Mutterzelle hervorgeht. Ich habe dagegen stets beobachtet, daß von vornherein eine ganze Anzahl von Entodermzellen sich am

Aufbau des Kölbchens beteiligen und erst, wenn das Kölbchen das auf Fig. 5 dargestellte Stadium erreicht hat, anfangen, blasig und stark lichtbrechend zu werden.

Die Weiterentwicklung des Hörorgans geht in der Weise von statten, daß das Bläschen in die Länge wächst; hierbei schiebt sich sein distales Ende unter der exumbrellaren Ectodermschicht bis zur Stützlamelle des Velums und, an Volumen zunehmend, zwischen dieser Stützlamelle und dem exumbrellaren Ectoderm des Velums vor, bis es den Rand desselben erreicht hat und dort endigt. Niemals habe ich dabei beobachten können, daß das Wachstum dadurch vor sich geht, daß das Bläschen große vacuolige Zellen aufnimmt, die man hier und da im Velum zerstreut sehen kann; ich halte auch eine weitere Zellaufnahme für überflüssig, da das junge Bläschen Material genug enthält, um die sehr feine Membran zu bilden, von der es im erwachsenen Zustande ausgekleidet wird. Inzwischen hat sich auch der obere Teil der entodermalen Achse vollkommen vom Epithel des Ringkanals abgeschnürt und sich in die oben beschriebenen großen lichtbrechenden Zellen differenziert; mit der Wand des Bläschens hängt er jetzt nur noch durch einen Streifen Stützlamelle, an dem man hier und da noch eine Ectodermzelle sehen kann, zusammen. Die kleinen granulierten Sinneszellen entstammen, wie die Figuren 3, 4 und 5 deutlich zeigen, dem Ectoderm. Dieses bleibt gegen Ende der Entwicklung des Kölbchens nur auf der dem Nervenring zugewandten Seite sehr hoch, während es an allen übrigen Stellen beginnt, sich abzuflachen. Später findet man die Sinneszellen in einer Ausbuchtung des Achsenteils liegen. Interessant ist, daß *Limnocodium* wie *Limnocnida Tanganyicae*, eine später entdeckte Süßwassermeduse, keine Otolithen oder Concretionen in seinen Hörkölbchen hat.

II. Systematischer Teil.

Bevor ich zu dem zweiten Teil der Arbeit übergehe, in dem ich versuchen will, *Limnocodium* in das System einzureihen, muß ich auf einige Arbeiten eingehen, die teils die Entwicklungsgeschichte von *Limnocodium*, teils die von anderen nahe verwandten Medusen behandeln.

Fowler beschreibt einen kleinen hydraartigen »Polypen«, den er in großer Menge in dem von *Limnocodium* bewohnten Bassin gefunden hat. Er gleicht einer Hydra ohne Tentakel, hat kein Perisark, sondern ist in einer Hülle von Detritus verborgen und kommt in Kolonien von 3—4 Individuen vor, die durch Knospung entstanden sind. Häufig lösen sich diese Knospen ab, um sich anderwärts festzusetzen

und neue Kolonien zu erzeugen. Ein einziges Mal hat er ein Gebilde an diesem Polypen gefunden, das er mit Bestimmtheit als Medusenknospe anspricht; sie saß am oralen Ende eines »Polypen«. Auf einem Schnitt konnte er die entodermale Anlage des Gastrovascularsystems, die ectodermale Exumbrella, Glockenkern und Gallerte erkennen. Ich möchte hier gleich bemerken, daß die Bildung der Knospe wohl nur scheinbar terminal erfolgte. Vielmehr scheint mir die Medusenknospe ein laterales Gebilde zu sein, welches durch Bildung eines Stieles etwas vom Muttertier abgerückt ist. Diesen Stiel, der sich in nichts von dem schlauchförmigen unteren Ende eines Polypen unterscheidet, hat FOWLER als primäres Individuum angesprochen, das durch terminale Knospung die Meduse hervorbringt. Die Medusenknospe wäre also nicht ein terminales Gebilde eines »Polypen«, sondern sie wäre mit ihrem — von FOWLER als Polyp bezeichneten Stiel — ein laterales Gebilde eines anderen »Polypen«. Diese Vermutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß auch PERKINS in seiner Arbeit über *Gonionemus Murbachii* einen Stiel erwähnt, der kurz vor der Ablösung einer Knospe diese mit dem Muttertier verbindet. Allerdings besteht der Stiel nach PERKINS nur aus Ectoderm. Da er aber nur ganz vorübergehend kurz vor der Ablösung auftritt, etwa so, wie die Brücke zwischen den beiden Hälften eines Wachsstückes, das man auseinander zieht, und dann abreißt, seine Zellen zu der Zeit auch stark verändert sind, so ist es möglich, daß das Entoderm vor dem Ectoderm die Verbindung mit der Knospe aufgegeben hat und in das Muttertier zurückgewandert ist, wie es später der abgerissene ectodermale Stiel ebenfalls tut. Vielleicht befand sich auch die von FOWLER beobachtete Knospe, die schon ziemlich weit ausgebildet war und große Ähnlichkeit mit den von RAY LANKESTER beschriebenen freischwimmenden »Embryonen« hatte, gerade in einem solchen Stadium der Ablösung, als sie entdeckt und abgetötet wurde.

Eine sehr interessante Arbeit von PERKINS behandelt die Entwicklung von *Gonionemus Murbachii. Gonionemus* wurde von ihm in dem bekannten Seewassertümpel, der durch einen schmalen Kanal mit dem Meere in Verbindung stand, in Woods Hole, Massachusetts, gefunden. Aus dem Ei dieser Meduse entwickelt sich eine Planula, die sich nach einiger Zeit festsetzt und sich zu einer Hydrula umwandelt. Diese hat vier Tentakel, welche die eigentümlichen Haftorgane tragen, welche man bei den fertigen Medusen, wie auch bei den Olindiaden antrifft. Auch diese Hydrula pflanzt sich, wie die von FOWLER, durch Knospung fort, doch bildet sie keine Kolonien. Bevor sich eine Knospe ablöst,

bildet sie den schon vorhin erwähnten Stiel. Auch eine Abbildung, die auf Querteilung schließen läßt, bringt PERKINS, läßt aber die Frage offen, ob es nicht vielleicht nur eine Mißbildung ist. Es ist ein Schnitt durch eine Hydrulalarve mit vier Tentakeln, deren Körper auffallend lang und deren Coelenteron etwa in der Mitte durch eine Querwand von Entoderm in zwei Hohlräume getrennt ist. Wie sich die Hydrulalarve von *Gonionemus* in eine Meduse umformt, konnte PERKINS zwar nicht direkt beobachten, doch läßt vieles darauf schließen, daß eine Metamorphose stattfindet. Mit den Saugnäpfen der vier Tentakel ist die Larve ebenso wie später häufig die Meduse am Boden befestigt. Das Peristom ist bei älteren Exemplaren stark in die Länge gezogen und gegen den übrigen Rumpfteil scharf abgesetzt. Aus ihm kann man das Manubrium der Meduse direkt ableiten. Der Mund trägt wie das Geschlechtstier vier perradiale Lippen. Das Entoderm, welches der Fußscheibe anliegt, ist stark verdickt und springt kegelförmig in das Coelenteron vor, dieses bis auf einen ziemlich kleinen Raum einengend. Bei der Meduse finden wir dasselbe entodermale Gebilde auf der dorsalen Seite des Hohlraums, von dem die vier Radialkanäle und das Manubrium entspringen. Endlich findet man an der Basis eines jeden Tentakels kleine Divertikel des Coelenterons, die die Radialkanäle liefern könnten. Nach alledem scheint es sehr wahrscheinlich, daß sich die Larven direkt in Medusen umwandeln.

Die dritte Arbeit ist die von GOTO über eine neuentdeckte Olindiade, die er *Olindioides* nennt, und deren Inhalt ich kurz mitteile, da *Olindioides* ein wichtiges Glied in der Reihe der bis jetzt bekannten Trachymedusen bildet. Ich muß auf diese Arbeit etwas näher eingehen, weil sie trotz des fundamentalen Irrtums, die Olindiaden zu den Leptomedusen zu stellen, der Beantwortung auf die Frage nach der engeren systematischen Stellung von *Limnocodium* am nächsten gekommen ist. Seine *Olindioides* hat eine große Ähnlichkeit mit *Olindias Mülleri* (Haeckel). Die Umbrella ist mäßig hoch, bei jungen Tieren höher als bei alten, das Manubrium lang mit quadratischem Querschnitt und vier perradialen Lippen. Sehr häufig sind sechs Radialkanäle vorhanden; meist aber nur vier, oder zwei einfache und zwei Y-förmige. Der Ringkanal ist weit; auf der dem Nesselring zugekehrten Seite ist sein Entoderm verdickt. Zahlreiche centripetale Kanäle gehen vom Ringkanal aus. GOTO unterscheidet zwei Arten von Tentakeln, die »exumbrellaren«, deren Wurzeln, wie bei *Limnocodium* beschrieben wurde, die Gallerte passieren, und die »velaren«, die direkt an der Insertionsstelle des Velums dem Ringkanal aufsitzen. Bei jungen Tieren findet man

nur wenige Exumbrellartentakel. Die mit Nesselwarzen besetzten Tentakel, die aufrecht getragen werden, haben nahe dem oberen Ende die den Olindiaden eigentümliche Knickung und an dieser Stelle sitzt ein Haftorgan, wie man es bei *Olindias* findet. Die velaren Tentakel sind lang, beweglich und tragen Nesselzellen. Einige wenige von ihnen sind fadenförmig und sehr beweglich. Sie sind nicht wie bei *Limnocodium* mit ihrem unteren Ende in die Gallerte eingebettet. Die Otocysten sind zahlreich, rechts und links von jeder exumbrellaren Tentakelwurzel gelegen; junge Bläschen sitzen dem Ringkanal auf, ältere rücken aufwärts in die Gallerte ein. Das nur einen Otolithen einschließende Kölbchen hängt mit der Wand des Bläschens durch einen aus Zellen gebildeten Stiel zusammen. So weit GOTOS Beschreibung seiner *Olindioides*, die allerdings eine nahe Verwandtschaft mit den Olindiaden bekundet. An der Hand von einigen Abbildungen beschreibt GOTO nun die Entstehung von Hörorganen. Wenn er aber von den Abbildungen RAY LANKESTERS — und mit Recht — sagt, daß sie wenig Überzeugendes für die entodermale Abstammung der Kölbchen hätten, so muß man den seinigen denselben Vorwurf in betreff der ectodermalen Abstammung machen. Ja, ich möchte nach seinen Zeichnungen behaupten, daß seine *Olindioides* auch entodermale Hörorgane hat! MAAS behandelt daher mit Recht in seiner Arbeit über die Craspedoten Medusen der Siboga-Expedition (S. 46) *Olindioides* schlechtweg als Trachymeduse. Die Innervation der Statocysten vom oberen oder unteren Nervenring her, ein wichtiges systematisches Merkmal nach den Brüdern HERTWIG, hält GOTO für belanglos, da beide Nervenringe miteinander in Verbindung stehen. Das mag für ihre Funktion gelten; er vergißt dabei aber, daß ein von der Subumbrella her entstehendes, also velares ectodermales Hörorgan nur von dem unteren, ein exumbrellares, also tentakuläres Hörorgan nur von dem oberen Nervenring her innerviert werden kann, daß man also aus der Innervation auf die Herkunft des Bläschens schließen kann. Ein Hörorgan aber, wie GOTO es beschreibt, welches sich allein aus dem Ectoderm des Nesselwulstes auf der exumbrellaren Seite bildet, wäre etwas absolut Neues, das weder bei den Leptomedusen noch bei den Trachymedusen unterzubringen wäre, sondern eine besondere Klassifizierung erforderte. Da aber die übrige Beschreibung *Olindioides* als eine nahe Verwandte der Olindiaden erscheinen läßt, deren Hörorgane heute von allen Autoren, die sie untersucht haben, als entodermal erkannt sind, und GOTOS Abbildungen, wie schon bemerkt, wenig überzeugend sind, so nehme ich an, daß auch *Olindioides* zu den Trachymedusen gehört.

Vergleichende Ontogenie der Hydromedusen.

HAECKEL gibt für die Entwicklung der Trachymedusen, zu denen man *Limnocodium* auf Grund seiner entodermalen Hörkölbchen stellen muß, folgendes an: »Ontogenese, soweit bis jetzt bekannt, Hypogenesis (oder direkte Entwicklung ohne Generationswechsel), meist Metamorphose.« Hauptsächlich durch diese Bestimmung HAECKELS wurde GÜNTHER veranlaßt, *Limnocodium* trotz seiner entodermalen Otolithenzellen nicht zu den Trachymedusen zu stellen, sondern, weil ein polypenähnliches Stadium von FOWLER beschrieben wurde, zu den Leptomedusen. Die tentakulären Hörorgane sollen »unabhängig von den Trachymedusen erworben sein«. Inzwischen ist es durch neuere Untersuchungen sehr in Frage gezogen worden, ob eine scharfe Trennung von Lepto- und Trachymedusen auf Grund ihrer Ontogenese überhaupt möglich ist; ich halte es vielmehr für wahrscheinlich, daß der einzige durchgreifende Unterschied in der Beschaffenheit der Hörorgane liegt. Das ursprünglich aufgestellte ontogenetische Unterscheidungsmerkmal für Lepto- und Trachymedusen, nämlich der Generationswechsel bei jenen, die direkte Entwicklung meist mit Metamorphose bei diesen, verliert dadurch sehr an Bedeutung, daß die Planulae vieler Trachymedusen, vielleicht sogar aller, in ihrem Verhalten den echten Polypen so ähnlich sind, daß man zwischen Generationswechsel und Metamorphose kaum noch unterscheiden kann. Bei *Gonionemus Murbachii* ähnelt die ältere Planula ganz einer *Hydra*, die jüngere der Larve, aus der ein echter Polyp entsteht. Die *Gonionemus*-Planula pflanzt sich lange Zeit durch Knospung fort, indem sie immer nur Planulae hervorbringt, bis sich diese durch direkte Metamorphose in Medusen umwandeln. Bei der parasitischen Narcomeduse *Cunina parasitica* (vgl. MAAS 1892), findet sich eine Planula, die seitlich Medusen knospt, welche sich ablösen; bei der amerikanischen Form wird, wenn die Knospungsperiode zu Ende ist, auch die Planula selbst zur Meduse. Bei den Scyphomedusen spricht man von Generationswechsel; kann man es aber mit Recht so nennen, wenn nach einer Strobilationsperiode auch der letzte Rest der Strobila, das ursprüngliche Scyphistoma, noch zur Meduse wird? Bei *Gonionemus Murbachii* scheint Metamorphose ohne Generationswechsel erwiesen zu sein; dagegen hat der FOWLERsche »Polyp« große Ähnlichkeit mit den echten Hydroidpolypen. Bei ihm lösen sich die Knospen vielfach gar nicht ab, sondern bleiben mit dem Muttertier zu einer Kolonie vereinigt. Und selbst die Metamorphose geht augenscheinlich an unabgelösten

Knospen vor sich, da FOWLER die Abbildung einer Medusenknospe bringt. Es ist allerdings schwer zu sagen, wie weit FOWLERS Arbeit für die systematische Stellung von *Limnocodium* zu verwerten ist, da er nur eine einzige Medusenknospe gefunden und gleich abgetötet hat. Über ihre Entstehung, Ablösung und ihr Verhältnis zur Kolonie ist nichts gesagt. Da aber die Arbeit von PERKINS eine sehr gute Beschreibung von der Entwicklung von *Gonionemus* gibt, mit dem, wie ich später zeigen will, *Limnocodium* nahe verwandt ist, so kann man sich durch Vergleichung der FOWLERschen und PERKINSschen Beschreibungen ein ungefähres Bild von der Entwicklung von *Limnocodium* machen. Die Planula, denn dafür halte ich auch den »Polypen« FOWLERS, bringt Knospen hervor, die sich teils ablösen, um anderswo neue Kolonien zu gründen, teils am Muttertier bleiben. Einzelne Planulaknospen machen, während sie noch mit der Kolonie zusammenhängen, die Metamorphose durch und lösen sich als fertige Medusen ab. Da die freischwimmenden Medusen überall, wo sie bisher beobachtet wurden, stets Männchen waren, so liegt die Vermutung nahe, daß die Weibchen sich niemals ablösen; entweder bleiben sie nach Art von Gonophoren als mehr oder minder modifizierte Medusen am Stock hängen, oder sie werden schon als Planulae geschlechtsreif. Nach HAECKEL sollen ja bei Trachymedusen geschlechtsreife Planulae vorkommen; leider gibt er aber nicht an, bei welcher Art. Aus den Eiern dieser weiblichen Tiere müßten dann wieder Planulae hervorgehen, die durch Knospung sowohl männliche wie weibliche Tiere erzeugen. Ob zum Schlusse die ganze Kolonie sich restlos in Medusen verwandelt, oder ob die weitgehende Teilung in Freß- und Geschlechtstiere der Hydroidpolypen hier Platz gegriffen hat, ist leider noch ganz unbekannt.

Vielleicht gibt es bei *Limnocodium*, wie bei vielen Süßwasserbewohnern, ein Stadium in der ersten Entwicklung, in welchem Eintrocknen und andere für die erwachsenen Tiere tötliche Umstände ertragen werden: Dauereier oder encystierte Larven. Darauf läßt das plötzliche Auftreten in den Bassins schließen, die jährlich eine Zeit lang trocken stehen und in denen sie früher nicht waren. Wir wissen darüber nichts und sind allein auf Vermutungen angewiesen.

Wenn man ohne Berücksichtigung der Medusen die polypoiden Stadien der einzelnen Ordnungen miteinander vergleicht, so findet man bei den Polypoiden der Trachymedusen die niedrigsten, bei denen der Lepto- und Anthomedusen die vollkommensten Polypenformen. Umgekehrt sind die Trachy- und Leptomedusen höher entwickelt, als die Anthomedusen. Daraus folgt, vorausgesetzt, daß man den Polypen

als das Primäre, die Meduse als das Sekundäre betrachtet, daß in dem Maße, wie sich die Medusengeneration vervollkommnete, die Polypengeneration zurückging.

1. *Hydra*, als das Ursprünglichste, hat noch keine Meduse, bildet keine Kolonien, jedes Individuum pflanzt sich geschlechtlich und durch Knospung fort:

2. Eine höhere Stufe nehmen die Hydroiden des Meeres ein. Sie bleiben mit ihren Knospen zu Kolonien vereinigt und nur wenige Einzelindividuen entwickeln sich zu Geschlechtstieren. Die übrigen bleiben stets ungeschlechtlich. Die Geschlechtstiere lösen sich ab und werden durch Anpassung zu freischwimmenden Medusen (Antho- und Leptomedusen).

3. Die Medusen, die ihre ganze Entwicklung am Stock durchmachen, lösen sich nicht mehr ab, sondern bleiben als Sporosacs an der Kolonie hängen, z. B. bei *Eudendrium*. Damit hat die Polypengeneration ihren Höhepunkt erreicht.

4. Indem eine Kolonie mit ausgesprochenem Generationswechsel, wie die meisten Athecaten, die strenge Arbeitsteilung aufgab, so daß die Geschlechtstiere an Zahl zunahmen und schon während ihrer Entwicklung zu selbständiger Ernährung befähigt wurden, die Freßpolypen aber allmählich ganz verschwanden, wurde der Generationswechsel aufgegeben, und es trat an seine Stelle die Metamorphose. Wir haben jetzt eine Kolonie sekundärer Polypen, »Polypoide«, welche nichts weiter sind, als Medusenlarven, die mangels Freßpolypen die Gestalt einfacher Polypen angenommen haben, um sich ernähren zu können. Eine solche Kolonie ist wahrscheinlich die von FOWLER entdeckte.

5. Wenn es überhaupt nicht mehr zur Koloniebildung kommt, sondern die Knospen sich gleich ablösen, dann die Metamorphose durchmachen und zu Medusen werden, so kommen wir zu einer Entwicklung, wie sie durch *Gonionemus Murbachii* repräsentiert wird. Fällt auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung noch fort, so haben wir

6. die direkte Entwicklung: Meduse, Ei, Planula, Meduse.

Systematik der Petasiden.

Nachdem ich durch meine Untersuchungen die unzweifelhaft entodermale Entstehung der Hörkölbchen nachgewiesen und GÜNTHERS Einwand wegen des Polypenstadiums widerlegt zu haben glaube, möchte ich *Limnocodium* am ersten zu den Gonionemiden (MAAS) stellen. Sie haben vier Radialkanäle, die die Gonaden tragen, ein Manubrium mit quadratischem Querschnitt, vier perradiale Lippen,

nur eine Art von Tentakeln, nämlich exumbrellare im Sinne GOTOS, und keine Centripetalkanäle. Bei einer vergleichenden Betrachtung der oben beschriebenen Olindioides, der von BROWNE 1904 revidierten Familie der Petasiden HAECKELS und *Limnocodium* wird man finden, daß zwischen den einzelnen Gattungen nahe verwandtschaftliche Beziehungen existieren und daß sie von den komplizierten Olindiaden zu den einfachen Limnocodien eine kontinuierliche absteigende Reihe bilden. Am höchsten steht *Olindioides* mit zwei Arten von Tentakeln, wohl entwickelten Haftorganen, zahlreichen Centripetalkanälen und Hörbläschen zu zweien an der Basis der exumbrellaren Tentakel in der Gallerte. Dadurch, daß meist nur vier Radialkanäle auftreten, häufig aber auch sechs, oder zwei einfache und zwei Y-förmige, leitet sie von Medusen mit einer größeren Zahl von Radialkanälen zu der Gattung *Olindias* über, bei der konstant nur vier Radialkanäle auftreten. Im übrigen sind sich die beiden Gattungen ziemlich gleich. Von den Olindiaden unterscheidet sich die Gattung *Cubaia* Mayer, indem ihr die Centripetalkanäle verloren gegangen sind. Auch sie ist, wie die beiden vorhergehenden, eine Bodenmeduse und mit Haftorganen versehen.

Die Gattung *Gonionemus* umfaßt diejenige Gruppe von Petasiden, welche sich von den *Olindias*-artigen Stammformen am weitesten entfernen. Leider sind zwei interessante Species der Gruppe *Aglauropsis Agassizii* F. Müller und *Aglauropsis Conantii* Browne (1902) so mangelhaft beschrieben und abgebildet, daß es schwer hält zu sagen, wie sie sich zu den anderen *Gonionemus*-Arten verhalten. Die erste Species der Gattung *Gonionemus*, *G. vertens* Ag., hat nur noch eine Art von Tentakeln, die Haftorgane tragen, und keine Centripetalkanäle; die zweite, *Gonionemus pelagicus* Bigelow (1904), hat die Tentakelknickung und Haftorgane nur noch in rudimentärer Form. Ihr fehlen ebenso wie der folgenden Gattung *Aglauropsis* die Centripetalkanäle. Sie ist im Gegensatz zu *Gonionemus vertens* keine Bodenmeduse mehr, sondern lebt pelagisch. *Aglauropsis* hat auch den letzten Rest von Haftorganen verloren. Leider ist unsere Kenntnis von dieser Meduse recht dürftig. Die Abbildung eines Hörbläschens und eine ganz kurze Beschreibung von FRITZ MÜLLER (1865, S. 144) ist alles, was wir von ihr wissen. Ich führe MÜLLERS Beschreibung hier wörtlich an, da sie trotz ihrer Kürze gerade für eine nähere Verwandtschaft mit *Limnocodium* spricht:

»Sie erinnert durch ihre Gestalt, durch Bildung und selbst Färbung des Magens .... an *Aglaura hemistoma*, unterscheidet sich aber von letzterer Gattung durch die Vierzahl der Geschlechtsteile und der Strahlgefäße und die große Zahl der Randbläschen. Diese letzteren von etwa 0,075 mm

Durchmesser sind stark gewölbt; ihr frei vorspringender Abschnitt bildet eine Glocke, deren Höhe etwa $^2/_3$ des unteren Durchmessers beträgt. Aus dem Grunde der Blase erhebt sich nun auf einem kurzen dünnen Stiele ein blasser, nicht hohler, birnförmiger Körper, der bis in die Mitte der Blase reicht und an dessen Ende ein kugeliger, stark lichtbrechender Stein, von etwa 0,015 mm Durchmesser zur Hälfte eingesenkt ist. Der Stein löst sich in Säure unter Luftentwicklung.«

Wenn es nach dieser mangelhaften Beschreibung überhaupt statthaft ist, *Aglauropsis* zum Vergleich heranzuziehen, so möchte ich sie zwischen *Gonionemus pelagicus* Bigelow und *Limnocodium* stellen. Augenscheinlich hat *Aglauropsis* keine Haftorgane, nur eine Art von Tentakeln und ovale Gonaden. Wenigstens kann man dieses aus der großen Ähnlichkeit mit *Aglaura* entnehmen. Andererseits scheinen mir aber die Hörbläschen nach Müllers Beschreibung dadurch, daß sie unverhältnismäßig lang sind, mit den jungen Hörbläschen von *Limnocodium* übereinzustimmen, welche auch bedeutend länger als breit sind. Während aber die Hörbläschen von *Aglauropsis* auf diesem Stadium verharren, wachsen die von *Limnocodium* noch mehr in die Länge und wuchern in der oben beschriebenen Weise in das Velum ein.

Vielleicht stammt *Limnocodium* direkt von einer *Aglauropsis* ab, indem es ins Süßwasser eingewandert ist und sich den neuen Lebensbedingungen angepaßt hat. Daß Medusen gelegentlich in süßes Wasser einwandern, ist mir durch drei Fälle bekannt geworden. Der erste betrifft die Thaumantide *Halmomises lacustris* Kennel, welche von J. v. Kennel an der Küste von Trinidad in einer Süßwasserlagune gefunden wurde. Die Lagune enthielt neben einer großen Anzahl von Süßwassertieren auch polychäte Anneliden und Mysis in großer Menge, die offenbar aus dem Meere stammten; doch war das Wasser süß. Der zweite Fall betrifft eine *Gonionemus*-Art, *Gonionemus Agassizii* Murbach & Shearer (1903, S. 185), eine Bodenmeduse, welche von Kinkaid auf den Alëuten in einer Lagune gefunden wurde, bei der es aber nicht ausgeschlossen war, daß dieselbe noch mit dem Meere in Zusammenhang stand. Endlich findet sich auch *Gonionemus Murbachii* häufig in Lagunen, welche schon stark verändertes Wasser enthalten. Ist somit die Möglichkeit einer direkten Einwanderung erwiesen, so wäre die Wahrscheinlichkeit, daß *Limnocodium* eine ins Süßwasser eingewanderte *Aglauropsis* ist, ziemlich groß. Das Fehlen von Hörsteinen ist systematisch kaum verwertbar, da es bei allen Süßwassermedusen vorzukommen und eine Folge von konvergenter Anpassung zu sein scheint.

Die Familie der Petasiden würde sich dem Gesagten zufolge durch

Einreihung der beiden neuen Species *Olindioides* und *Limnocodium* folgendermaßen gestalten:

Boden-medusen:
- *Olindioides*, zwei Arten von Tentakeln, Haftorgane, Centripetalkanäle, vier bis sechs Radialkanäle.
- *Olindias Muelleri*, zwei Arten von Tentakeln, Haftorgane, Centripetalkanäle, vier Radialkanäle.
- *Cubaia* Mayer, zwei Arten von Tentakeln, Haftorgane, keine Centripetalkanäle, vier Radialkanäle.
- *Gonionemus vertens* Ag., eine Art von Tentakeln, Haftorgane, keine Centripetalkanäle, 4 Radialkanäle.

Gonionemus pelagicus Bigelow, eine Art von Tentakeln, Haftorgane rudimentär, keine Centripetalkanäle, vier Radialkanäle, pelagisch.

Aglauropsis Agassizii F. Müller, eine Art von Tentakeln, keine Haftorgane, keine Centripetalkanäle, vier Radialkanäle, eiförmige Gonaden, vergrößerte Otocysten.

Limnocodium Sowerbyi, eine Art von Tentakeln, keine Haftorgane, keine Centripetalkanäle, vier Radialkanäle, eiförmige Gonaden, schlauchförmige Otocysten.

Ob *Limnocodium* diesen Platz im System für immer beibehalten wird, läßt sich heute schwer sagen. Erst nachdem die weiblichen Exemplare, bzw. die Polypoide wiedergefunden und genau untersucht sein werden, wird es möglich sein, *Limnocodium* definitiv seine Stellung anzuweisen. Bis dahin aber, glaube ich, ist es am richtigsten am Ende der Petasidenreihe untergebracht.

München, im Januar 1912.

Literaturverzeichnis.

G. J. Allman, On Limnocodium victoria, a new Hydroid-Medusa of Fresh Water. Journ. Linn. Soc. London Zool. Vol. 15. p. 131—137. 1880.

H. B. Bigelow, Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 39. p. 256. 1904.

E. T. Browne, A preliminary report on Hydromedusae from the Falkland Islands. Ann. Mag. Nat. Hist. (7.) Vol. 9. p. 283. 1902.

— Hydromedusae, with a revision of the Williadae and Petasidae. Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archipel. Vol. 2. p. 722. 1904.

G. H. Fowler, Notes on the Hydroid phase of Limnocodium Sowerbyi. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 30. P. 4. p. 507—514. 1890.

S. Goto, The Craspedote Medusa Olindias and some of its natural allied. Mark Anniversary Volume. p. 1—22. 1903.

R. T. Günther, Some further contributions to our knowledge of the minute anatomy of Limnocodium. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 35. P. 4. p. 539—550. 1894.

E. Haeckel, Das System der Medusen. 1879.

C. W. Hargitt, Occurrence of the Fresh-water Medusa Limnocodium in the United States. Biol. Bull. Vol. 14. p. 304—318. 1908.

R. u. O. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878.

J. von Kennel, On a fresh-water Medusa. Ann. Mag. Nat. Hist. (6.) Vol. 8. p. 259. 1891.

O. Maas, Über Bau und Entwicklung der Cuninenknospen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 5. S. 271. 1892.

— Die Craspedoten Medusen der Siboga-Expedition. 1905.

Fritz Müller, Über die Randbläschen der Hydroidquallen. Arch. Mikrosk. Anatomie. Bd. 1. S. 143—147. 1865.

L. Murbach & C. Shearer, On Medusae from the coast of British Columbia and Alaska. Proc. Zool. Soc. London. 1903. Vol. 2. p. 185.

H. F. Perkins, The development of Gonionema Murbachii. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 54. p. 750—790. 1902.

E. Ray Lankester, On Limnocodium Sowerbyi, a new Trachymedusa inhabiting fresh water. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 20. p. 351—371. 1880.

— On the intra-cellular digestion and endoderm of Limnocodium. Ibid. Vol. 21, p. 119—131. 1881.

C. Vaney et A. Conte, Sur le Limnocodium Sowerbyi. Zool. Anz. Bd. 24. p. 533—534. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Für alle Figuren gelten die folgenden Bezeichnungen: *ex* Exumbrella; *v* Velum; *r* Ringkanal; *ek* Ectoderm; *s* Stützlamelle; *ent* Entoderm; *nz* Nesselzellen; *sz* Anlage der Sinneszellen; *n* Nervenring; *n, n'* oberer und unterer Nervenring.

Fig. 1. Optischer Schnitt in der Ebene des Glockenrandes durch die ganz junge Anlage eines Hörorgans. *K* Hörkölbchen; *ekf* Ectodermfalte; *t* eine Kernteilungsspindel.

Fig. 2. Radialschnitt durch eine etwas ältere Anlage. Der Ectodermwall ist über dem Hörkölbchen zusammengewachsen. *h* Hohlraum zwischen den zwei inneren Ectodermlagen.

Fig. 3. Schnitt durch das Jugendstadium eines Hörorgans. Stützlamelle des Velums und des Bläschens noch getrennt. Der Hohlraum des Bläschens ist fertig gebildet. *h* Lumen des Bläschens.

Fig. 4. Schnitt durch ein älteres Stadium. *h* Lumen des Bläschens; *bl* angeschnittenes benachbartes Bläschen.

Fig. 5. Schnitt durch ein noch älteres Stadium. Das Entoderm des Kölbchens hat sich gegen das des Ringkanals ganz abgeschnürt; es beginnt, sich in die blasigen, lichtbrechenden Zellen umzuwandeln.

Fig. 6. Schnitt durch ein fertig ausgebildetes Hörorgan.

Paralineus elisabethae (nov. gen. et. sp.)

Von

Victor Schütz.

(Assistenten der Zoologie im forstwissenschaftlichen Institut zu St. Petersburg.)

Mit 6 Figuren im Text und Tafel VII und VIII.

In dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXXVII Nr. 22 vom 9. Mai 1911 erschien meine vorläufige Mitteilung über eine neue Form der Heteronemertinen — *Paralineus elisabethae*. Ich schlug schon damals vor, diese Form nicht nur als eine neue Art, sondern auch als eine neue Gattung zu betrachten. Dazu zwangen mich einige Tatsachen, die ich seitdem viel eingehender studieren konnte. Die vorliegende Arbeit soll meine vorläufige flüchtige Mitteilung ergänzen und einige Details hinzufügen. Für die liebenswürdige Hilfe sei hier meinem Freund Herrn Assistenten T. Timofeeff mein herzlichster Dank gesagt.

Material und Technisches. *Paralineus elisabethae* bewohnt die litorale[1] Zone des Golfes von Villafranca zusammen mit dem viel häufigeren gut bekannten *Lineus lacteus*. Die beiden Würmer sind äußerlich bis zur Täuschung ähnlich, obgleich das geübte Auge rasch die Differenzen wahrnimmt. Und zwar ist *Paralineus elisabethae*:

1. weißer als *Lineus lacteus*; entbehrt der roten Farbe auf dem Kopfe (die zwei rötlichen Flecken entstehen durch das Durchschimmern der Ganglien (siehe Fig. 35);

2. etwas kleiner: die größten von mir gemessenen Exemplare hatten eine Länge von 11,2 cm bis 12,2 cm. Der Körper ist mehr in dorsoventraler Richtung abgeplattet als der des *Lineus lacteus*;

3. die Augen fehlen vollständig;

4. die Kopfspalten sind nicht vorhanden;

5. der Wurm streckt sich nicht so oft in die Länge; man findet ihn häufiger zu Klumpen zusammengeknäuelt;

[1]) Eigentlich die »Brandungszone«.

6. auf den Querschnitten sieht man in der Rüsselwand nur zwei Muskelschichten. Die charakteristische innere Längsmuskelschicht fehlt bei *Paralineus elisabethae.*

Für die anatomischen und histologischen Zwecke habe ich hauptsächlich das konservierte Material benutzt, obgleich ich vieles in vivo und auf Macerationspräparaten[1] untersuchen konnte. Für Konservierung habe ich Sublimat-Eisessig und FLEMMINGsche Lösung angewendet; das erste Mittel hat sehr schöne Resultate gegeben, minder schöne Objekte habe ich mit dem zweiten erhalten. Die Tiere wurden zuerst mit Kokain, Chloralhydrat oder Alkohol anästhetisiert. Nur der letzte erwies sich für diese Zwecke passend[2], die beiden ersten verursachten die Maceration des Epithels. Das konservierte Material habe ich durch Xylol oder Toluol durchgeführt und in Paraffin (Schmelzpunkt 56°—58°) eingebettet. Als Tinktionsmittel benutzte ich folgende Farben: Chromhaematein mit Nachfärben mit Orange und Eosin; Haemalaun-Orange oder Eosin; Boraxcarmin — BLOCHMANNsche Flüssigkeit; Eisenhaematoxylin; Eisenhaematoxylin-Orange; Mucicarmin; Toluidinblau. Die schönsten Resultate habe ich mit Eisenhaematoxylin (Muskeln, Parenchym, Bindegewebe, Cilien), Chromhaematein-Orange (Gesamtorganisation) und Boraxcarmin (Paketdrüsen) erzielt. Ich habe Längs- und Querschnittserien aus der Kopf-, Rumpf- und Caudalgegend von verschiedener Dicke (2 μ, 3 μ, 5 μ, 7,5 μ und 10 μ) angefertigt und folgendes gefunden.

Allgemeine Körperbeschaffenheit. *Paralineus elisabethae* hat eine langgestreckte schnurartige Gestalt. Die größten von mir gemessenen Exemplare waren 11,2 bis 12,2 cm lang und 0,8 bis 1 mm breit. Die Farbe des Tieres ist weißlich; nur am Kopfe sieht man zwei rötliche Flecke (sie entstehen durch das Durchschimmern der Gehirnganglien). Der spatelförmige Kopf ist nicht von dem Rumpfe abgesetzt — er geht in den Körper allmählich über (s. Textfig. 1 und Fig. 34). Am Hinterende verjüngt sich der Körper allmählich, ohne ein Schwänzchen zu bilden.

Die Körperwand baut sich aus einem drüsenreichen Wimperepithel, einer Cutis und einer Körpermuskulatur auf. Zwischen dem Epithel und der Cutis liegt eine strukturlose Schicht — Basalmembran.

---

[1]) Diese Präparate sind mit Macerationsflüssigkeit von Gb. HERTWIG erhalten.

[2]) Die Anästhetisierung geschah in der Weise, daß ich schwachen Alkohol in Meerwasser langsam hineingoß.

Die Körpermuskulatur besteht aus drei Schichten: einer äußeren Längsschicht, welche zusammen mit den Paketdrüsen, dem Bindegewebe und dem Parenchym die Cutis bildet, einer mittleren Ring- und einer inneren Längsmuskelschicht.

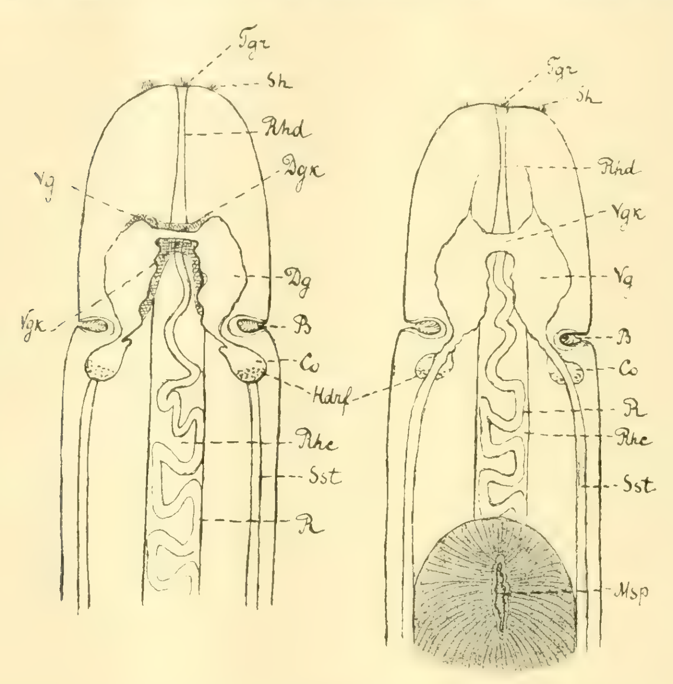
Der Verdauungsapparat stellt ein gerades Rohr dar, welches mit dem weit von der Kopfspitze und den Cerebralganglien entfernten Munde anfängt und mit terminal liegender Analöffnung endigt. In ihm kann man drei Abschnitte unterscheiden: Vorder-, Mittel- und Enddarm, welche allmählich, ohne scharf abgegrenzt zu sein, ineinander übergehen. Der ganze Darmtractus, vom Munde bis zum terminal liegenden After, ist von Wimperepithel ausgekleidet, in welchem Drüsen und körnchentragende Zellen vorhanden sind. Im Bereiche des Mundes münden Speicheldrüsen, die als modifizierte Paketdrüsen aufzufassen sind.

Über dem Darm liegt, im Rhynchocölom eingeschlossen, der in mehrere Schlingen gewundene Rüssel. Der Rüssel ist unbewaffnet; von außen mit plattem, von innen mit hohem Epithel ausgekleidet. Seine Wand baut sich nur aus zwei Muskelschichten auf. Jene Cavität, in welcher der Rüssel eingesperrt liegt — das Rhynchocölom — ist in der Gehirngegend mit der Rüsselwand zusammengewachsen; von dieser Stelle dehnt sich ein kurzes, enges Rohr — das Rhynchodaeum — aus, welches an der Kopfspitze mit terminal liegender sogenannter »Rüsselöffnung« endigt. Der Rüssel kann durch dieses Rohr (bzw. Rüsselöffnung) ausgeworfen sein in der Weise, daß das Innenepithel nach außen umgekehrt wird. Das Einziehen des Rüssels geschieht mit Hilfe des muskulösen Retractors.

Das Nervensystem besteht aus einem centralen und peripheren Teil. Der erste besteht aus Gehirnganglien und Seitenstämmen, der zweite aus peripheren Nerven und »Nervenschichten« (Bürger). Das Gehirn liegt im Kopfe, weit vom Munde entfernt; es baut sich aus zwei lappigen ventralen und dorsalen Ganglien auf. Von dem ventralen Ganglion entspringen zwei Nervenstränge — die Seitenstämme, welche dem Körper entlang verlaufen. Mit dem dorsalen Ganglion sind eigenartige Gebilde — die Cerebralorgane — verwachsen. Was das centrale Nervensystem anbetrifft, so kann man hier die Rinde von der centralen Substanz unterscheiden. Das periphere Nervensystem besteht aus Nerven und »Nervenschichten« (Bürger). Zu den ersteren gehören die Rücken-, Schlund-, Kopf- und Rüsselnerven.

Die Cerebralorgane und ihre erweiterten Mündungen — lang und dicht bewimperte Buchten — bilden die Sinnesorgane. Die Augen

und Statocysten fehlen. An der Kopfspitze ist ein Grübchen (oder ein Hügelchen, je nachdem es eingezogen oder ausgestülpt ist) zu sehen, welches lange Cilien trägt (»Frontalorgan«). Zu beiden Seiten von ihm stehen verhältnismäßig lange starre Härchen, die wahrscheinlich irgend welche Sinnestätigkeit ausüben. Es ist hervorzuheben die



Textfig. 1.

Links: *Paralineus elisabethae* von der Rückenseite. Rechts: *Paralineus elisabethae* von der Bauchseite (vergrößert; die Wimperbekleidung des Körpers ist weggelassen). *B*, Buchten, in welche die Cerebralkanäle münden; *Co*, Cerebralorgane; *Dg*, das dorsale Ganglion; *Dgk*, die dorsale Gehirncommissur; *Hdrf*, das hintere Drüsenfeld; *Msp*, die Mundspalte; *R*, der Rüssel; *Rhc*, Rhynchocölom; *Rhd*, Rhynchodaeum; *Sh*, Sinneshärchen; *Sst*, Seitenstamm; *Tgr*, Terminalgrübchen; *Vg*, ventrales Ganglion.

Abwesenheit der Kopfspalten[1], anstatt solcher sind nur kleine, aber tiefe Buchten vorhanden.

Das Blutgefäßsystem ist sehr einfach gebaut. In der Kopfgegend befindet sich eine geräumige Lacune, von welcher drei Gefäße entspringen. Das Blut ist farblos und enthält zellige Gebilde in sich.

[1] Ich verstehe unter der Benennung der »Kopfspalten« horizontale, seitliche Schlitze am Kopfe, die von der äußersten Kopfspitze terminal beginnen und sich nach hinten fortsetzen.

Das Nephridialsystem steht in engster Beziehung zu dem Gefäßsystem. Die Nephridien sind auf einen sehr kurzen (1—$1^1/_2$ mm) Abschnitt des Körpers beschränkt; sie stellen ein Paar vielfach gewundener reichverzweigter Kanäle dar, die sich den Wänden der Blutgefäße dicht anschmiegen und blind mit Terminalzellen endigen (eigentlich anfangen). Mit der Außenwelt kommunizieren die beiden Nephridialkanäle mit je einer dorsal liegenden Öffnung.

Das Tier ist getrenntgeschlechtlich. Die Hoden und die Ovarien liegen zwischen den Darmtaschen des Mitteldarmes und in der Gegend des Enddarmes bis fast zum Anus. Zur Zeit der Reifung der Geschlechtsprodukte werden die Ovarien sowie auch die Hoden mit der Außenwelt durch kurze Kanäle verbunden.

Das Epithel baut sich aus Wimper-, Drüsen-, Sinnes (?)[1] und interstitiellen Zellen auf.

Die Wimperzellen haben eine becherartige Gestalt (s. Fig. 2); sie sind mit einem gut färbbaren ovalen Kern ausgestattet, welcher näher zu dem basalen verengten Ende des Zelleibes liegt; von hier läuft ein protoplasmatischer langer, aber feiner Fortsatz aus. Jede Zelle trägt einen dichten Wimperschopf. Die Wimpern sind mit Hilfe besonderer Stäbchen an den Zelleib befestigt. An der Stelle der Befestigung ist eine kleine Verdickung — »Knöpfchen« — zu sehen. Die langen Stäbchen (»Zwischenstücke« BÜRGERS) sind nicht unmittelbar an das Protoplasma angeheftet, sondern an die Basalkörperchen (»Stäbchen« BÜRGERS; s. Fig. 1 und 2). Eine Cuticula fehlt gänzlich. Wenn auch auf den Querschnitten zuweilen etwas ähnliches zu sehen ist, so muß man das dem Verkleben der Zwischenstücke bei der Konservierung zuschreiben — also das ist nichts andres, als ein Kunstprodukt. Die Wimperzellen bilden einen dichten Wimperpelz um den Körper. Dieser Wimpersaum wird nur durch Ausführungsgänge der Drüsen durchsetzt.

Die Drüsenzellen sind zwischen den Wimperzellen überall zerstreut. Sie haben eine birnförmige Gestalt; mit ihrem breiten Ende sind sie nach innen zugekehrt (s. Fig. 1 *Epdr*). Der Innenraum ist fast ganz von einer Höhle eingenommen, wo das feinkörnige Secret angehäuft ist. Nur am Grunde ist eine dünne Plasmaschicht zu sehen, welche einen ovalen gut tingierenden Kern enthält (s. Fig. 1 *Epdrk*). Die Zelle verengt sich nach außen und mündet mit einer feinen Öffnung in den Wimpersaum. Diese Drüsenzellen sind überall zahlreich, in der Kopfgegend sind sie höher, als in der Rumpf- und Caudalregion. Von

[1] Die Sinneszellen mit Ausnahme der des Frontalorgans konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen.

diesen epithelialen Drüsen sind die erweiterten Ausführungsgänge der Paketdrüsen streng zu unterscheiden. Diese Mündungen der Paketdrüsen sind manchmal so (im Epithel) ausgebreitet durch die Ansammlung des Secrets, daß man sich täuscht, ob man es hier nicht mit echten epithelialen Drüsen zu tun hat (s. Fig. 1 *Vafg*). Ihr Secret färbt sich äußerst intensiv mit Boraxcarmin und ist grobkörnig — im Gegensatz zu den echten Drüsen, deren Secret feinkörnig ist und sich nicht mit Boraxcarmin tingiert. Am Grunde des Epithels liegen interstitielle — »basale« — Zellen, die eine unregelmäßige Gestalt haben. Unmittelbar unter dem Epithel liegt eine gallertartige strukturlose Schicht — Basalmembran; sie ist überall von den Leitungswegen der Paketdrüsen durchsetzt (s. Fig. 1, *Bsm*, Fig. 28, *Bsm*).

Das Bindegewebe bildet ein Netzwerk um die Muskelbündel und Paketdrüsen. Die Bindegewebsstränge durchsetzen die Cutis in allen Richtungen, verzweigen sich reichlich und lösen sich in feine Fasern, welche einzelne Muskelbündel und Paketdrüsen umflechten. In den Strängen sind zuweilen lange ovale Kerne sichtbar.

Cutis. Nach innen vom Epithel und seiner Basalmembran dehnt sich die für die Heteronemertinen charakteristische Schicht aus — die sogenannte Cutis (s. Fig. 13, 28 und die Textfig. 3 und 4, *C*). Am Aufbau der Cutis nehmen teil die äußere Längsmuskulatur, Paketdrüsen, Bindegewebe und Parenchym. Unmittelbar unter der Basalmembran liegt eine dünne Ringfaserschicht (s. Fig. 1, *Eprm*); nach innen von ihr streckt sich die Längsmuskulatur aus. In der letzten ist eine periphere subepitheliale Schicht von der übrigen nicht zu unterscheiden — man kann nur von einem einzigen Längsmuskelschlauch reden, in welchem Paketdrüsen eingebettet sind (s. Fig. 13, 28 und die Textfig. 3 und 4, *C*). Die einzelnen Drüsen sammeln sich zu Gruppen (Paketen); jede solche Gruppe hat einen einzigen Ausführungsgang für alle Zellen, welche am Aufbau des Komplexes teilnehmen. Die Paketdrüsen sind zahlreicher in der Kopfgegend (wo sie eine Art von Kopfdrüse bilden), im Rumpf nehmen sie an Zahl und Größe gehörig ab (die Cutis wird hier viel dünner). Die einzelnen Drüsen, sowie auch die Gruppen werden von Bindegewebsfasern umflochten. In jeder Zelle des Drüsenkomplexes kann man sehr deutlich einen gut gefärbten Kern unterscheiden; er liegt in einer basalen Protoplasmaschicht (s. Fig. 1, *Pdrk*). Der innere Raum der Zelle ist von grobkörnigem Secret ausgefüllt, das mit Boraxcarmin sich lebhaft tingiert. Wie schon oben gesagt ist, wird das Secret durch einen Leitungsweg nach außen ausgeführt. Der Leitungsgang kann nahe der Basalmembran sich verzweigen und anschwellen. Das

letztere verursacht die Ansammlung des Secrets, welches an die Wände der Leitungsgänge anprallt. Die Leitungsgänge durchbohren überall die Basalmembran und breiten sich sehr im Epithel aus, wie es schon oben erwähnt war (s. Fig. 1, *Vafg*).

Das Parenchym nimmt alle Zwischenräume ein. Es färbt sich äußerst schwach mit den Tinktionsmitteln und ist nicht bei jeder Behandlung wahrnehmbar. Das beste Bild habe ich mit Eisenhaematoxylinfärbung bekommen (s. Fig. 3). Auf diesen Präparaten sieht man blasige Zellen, die kleine Kerne in sich bergen. Außerhalb dieser Kerne sind andre »freie« Kerne hier und da zerstreut, auch findet man zuweilen in dem Parenchym Blutkörperchen.

Muskulatur. Wir können einen Hautmuskelschlauch von der Leibesmuskulatur unterscheiden. Der Hautmuskelschlauch besteht aus der subepithelialen Ringfaserschicht und der äußeren Längsmuskelschicht (in welcher die Paketdrüsen zerstreut sind). In der Ringfaserschicht sieht man bei Anwendung starker Vergrößerungen und Ölimmersion einzelne Muskelfasern. Sie strecken sich peripher aus und besitzen kleine gut tingierende spindelförmige Kerne.

Was die äußere Längsmuskulatur anbetrifft, so kann man auf den Querschnitten einzeln etwas schief geschnittene Muskelzellen deutlich wahrnehmen; sie bilden die Muskelbündel (s. Fig. 1, *alm*). Jede Muskelfaser besitzt einen Kern, — stellt also eine echte Muskelzelle dar. Die Leibesmuskulatur besteht aus einem Ring- und Längsmuskelschlauch. Der erste ist nicht so mächtig entwickelt, als der letzte (s. Textfig. 4 *iLm*, *Rm*). In der Ringmuskelschicht kann man dieselben Elemente unterscheiden, wie in der subepithelialen Ringfaserschicht: die kreisförmig verlaufenden Muskelfasern und (etwas größere) spindelförmige gut färbbare Kerne.

Die histologische Beschaffenheit der inneren Längsmuskelschicht ist identisch mit der der äußeren Längsmuskelschicht. Die dorsoventrale Muskulatur ist nicht vorhanden.

Das Nervensystem besteht, wie es schon oben erwähnt war, aus peripheren und centralen Teilen. Den letzteren bildet das Gehirn und die Seitenstämme. Das Gehirn liegt weit vom Munde entfernt, viel weiter, als bei *Lineus lacteus* (s. Textfig. 1 und 2).

Das Gehirn, wie auch die Seitenstämme schimmern durch die Haut beim lebenden Tier deutlich hervor — sie sind blaß orange-rötlich gefärbt. Von der Bauchseite gesehen, fällt das große ventrale Ganglion ins Auge. Es ist aus zwei Lappen gebildet, die miteinander mit breiter aber kurzer Commissur verbunden sind (s. Textfig. 1, 2, *Vgk*). Von der

Rückenseite sieht man das dorsale Ganglion, welches auch aus zwei Lappen besteht, die miteinander mit langer, aber schmaler Commissur verbunden sind (s. Textfig. 1, *Dgk*). Mit dem dorsalen Ganglion sind die Cerebralorgane verwachsen. Zwischen beiden Ganglien befindet sich das Rhynchodaeum; seine Wände werden von Gehirncommissuren umhüllt. Am lebenden Tiere ist die faserige Struktur der Gehirncommissuren sichtbar; man sieht auch die Kanäle der Cerebralorgane (Cerebralkanäle) und die Cerebralorgane selbst, in welchen der drüsenreiche Teil deutlich hervorscheint; auch das Abgehen der Seitenstämme von dem ventralen Ganglion; aber der feinere anatomische Bau kann nur auf Schnittserien untersucht werden. Das Gehirn, wie auch die Seitenstämme, besteht aus einer faserigen Centralsubstanz und peripher von ihr liegender Rindenschicht. Die Centralsubstanz ist von bindegewebigen Fasern gebildet; die letzteren verzweigen sich reichlich und anastomosieren miteinander, so daß ein kleinmaschiges Netz zur Ausbildung kommt.

Von außen ist die Centralsubstanz mit einem Neurilemma umhüllt, welches in das Innere der Centralsubstanz einzelne Fibrillen aussendet. Von innen schmiegen sich zum Neurilemma eigenartige »verästelte« Zellen an; sie sind mit langen protoplasmatischen Fortsätzen versehen, welche in die Centralsubstanz hineinragen (s. Fig. 5, *Vrz*). Die Zellkerne tingieren sich gut mit Boraxcarmin, das Protoplasma ist im Gegenteil sehr schwer färbbar — deshalb sind die Grenzen der Zellen schwer unterscheidbar. Außer diesen Kernen sind in der Centralsubstanz hier und da viele intensiv tingierende Kerne zerstreut (s. Fig. 4, *N*).

Die Rinde ist von drei Arten Ganglienzellen gebildet:

1. Ganglienzellen, deren Kerne sich sehr intensiv mit Haematoxylin und Boraxcarmin färben. Diese Zellen sind meistenteils in großen Haufen gesammelt, zuweilen ist eine fächerartige Anordnung zu sehen, zuweilen liegen sie wirr untereinander. Das Protoplasma bildet nur eine dünne Schicht rings um den kleinen rundlichen Kern. Die Kerne sind in so großer Menge angehäuft, daß die Zelleiber kaum sichtbar sind (s. Fig. 4, *Gz I*). Das sind die Ganglienzellen der ersten Art. Sie sind im dorsalen Ganglion und in den Cerebralorganen vorhanden.

2. Die Ganglienzellen der zweiten Art unterscheiden sich von der der ersten Art nach der Form und Anordnung. Sie sind viel größer und haben eine birnförmige langgestreckte Gestalt. Die Zellen sind unipolar — sie senden von sich einen langen protoplasmatischen Fortsatz aus, der das Neurilemma durchbohrt und in die Centralsubstanz hinein-

ragt. Das feingranulierte Protoplasma birgt einen rundlichen oder ovalen Kern (s. Fig. 4, *GzII* und Fig. 9). Diese Kerne nehmen nicht so lebbaft den Farbstoff auf, als die der ersten Art; sie liegen in dem breiten basalen Teile der Zelle (s. Fig. 9, *N*). Man findet diese Zellen in dem ventralen Ganglion und in den Seitenstämmen.

3. Die Ganglienzellen der dritten Art ragen durch ihre Größe, welche bedeutend die Größe der vorigen Arten übertrifft, hervor (Fig. 4 *GzIII* und Fig. 8). Diese Ganglienzellen sind auch unipolar; der protoplasmatische Fortsatz dringt in die Centralsubstanz hinein, das Neurilemma durchbohrend. Die Zellen haben eine birnförmige Gestalt; das Protoplasma tingiert sich lebhafter als das der zweiten Art. Der große Kern liegt fast in der Mitte der Zelle und ist mit einem intensiv färbbaren Nucleolus versehen. Diese Zellen sind in den dorsalen und ventralen Ganglien, auch in den Seitenstämmen vorhanden.

Die Ganglienzellen, welche Bürger bei *Cerebratulus* und *Langia* unter Heteronemertinen und bei *Drepanophorus* und *Prosadenoporus* unter Metanemertinen fand und »Neurochordzellen« nannte, fehlen. Das innere Neurilemma, wie schon oben beschrieben ist, wird durch protoplasmatische Fortsätze der Ganglienzellen durchbohrt. Es ist sehr dünn und besteht aus dicht aneinander liegenden Fasern, zwischen welchen kleine spindelförmige Kerne vorhanden sind (s. Fig. 4, *iN*). Die Rinde wird vom äußeren Neurilemma umhüllt (s. Fig. 4, *aN*). Vom Neurilemma strecken sich bindegewebige Stränge in das Parenchym aus, erreichen die Cutis und bilden dort ein Netzwerk. Nach innen erstrecken sich auch Fasern, welche den Raum zwischen beiden Neurilemmas einnehmen und ihn mit einem netzartigen Gewebe ausfüllen. In dieser Weise entsteht das »Grundgewebe«, in welchem zweierlei Kerne liegen: 1. kleine spindelförmige Kerne; 2. größere ovale oder rundliche Kerne, die sich sehr charakteristisch zu den Tinktionsmitteln verhalten: neben den intensiv färbenden kleinen peripher liegenden Karyosomen und Nucleolen, färbt sich das übrige des Kernes sehr schwach — nur das Chromatingerüst wird ein wenig lebhafter tingiert. Am häufigsten treten diese Kerne in den beiden Lappen und der Commissur des ventralen Ganglions hervor, seltener zwischen den Zellen der ersten Art in dem dorsalen Ganglion. Zu welchen Zellen diese Kerne gehören, konnte ich nicht nachweisen, ich vermute, daß sie den »Pigmentzellen« angehören. Was die spindelförmigen kleinen Kerne anbetrifft, so muß man sie als echte Bindegewebskerne betrachten.

Das Gehirn und die von ihm entspringenden Seitenstämme liegen in der Cutis, außerhalb des Ringmuskelschlauches.

Die Gehirncommissuren umfassen das Rhynchocölom und komprimieren stark die Blutlacune. Die vom ventralen Ganglion entspringenden Seitenstämme verlaufen den ganzen Körper entlang bis zum Hinterende, wo sie sich dorsal miteinander verbinden. Die Histologie der Seitenstämme ist der des Gehirns ähnlich; wir vermissen nur die Ganglienzellen der ersten Art.

Was das periphere Nervensystem anbetrifft, so konnte ich hier die Schlund-, Rüssel- und Rückennerven studieren. Die Nervenendungen in der Haut, sowie die »Nervenschichten« konnte ich nicht verfolgen, da ich keine Gelegenheit hatte, die Methylenblaufärbung anzuwenden.

Die Schlundnerven beginnen von dem ventralen Ganglion, in der Nähe von der ventralen Gehirncommissur. Zuerst verlaufen sie außerhalb der Ringmuskelschicht, dann durchbohren sie diese, und dehnen sich unmittelbar unter dem Endothel der Blutlacune aus. Vor dem Munde verbinden sich die Nerven mit einer starken Commissur (s. Textfig. 3 *Schlnk*). Nach dieser Verbindung rücken sie auseinander und verlaufen zu beiden Seiten des Mundes. Zahlreiche Zweige gehen von den Schlundnerven ab und versorgen die ganze Mundgegend (Speicheldrüsen). Hinter dem Munde verbinden sich die Schlundnerven wieder, eine der oben beschriebenen ähnliche Commissur bildend. Man kann auch weiter hinter der Commissur eine Strecke lang die Schlundnerven und ihre Abzweigungen verfolgen. Die Histologie der Schlundnerven erinnert an solche der Seitenstämme: hier ist auch eine faserige Centralsubstanz von dem Ganglienzellbelag zu unterscheiden. Am Aufbau der Rinde nehmen die Ganglienzellen der zweiten Art teil.

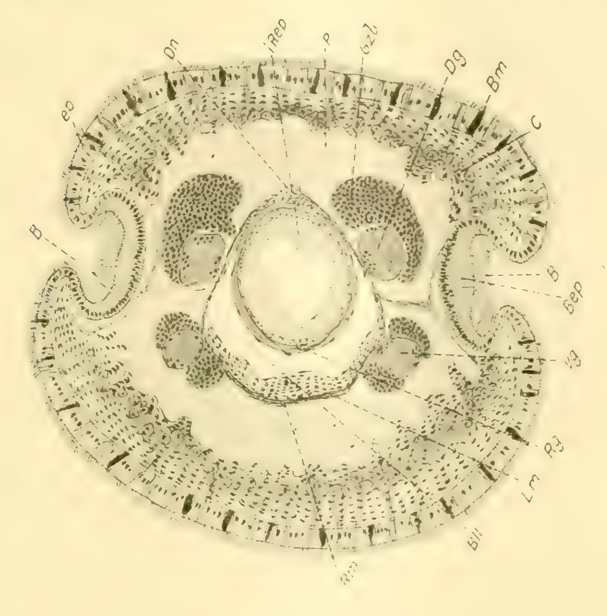
Der Rückennerv entspringt von der dorsalen Gehirncommissur. Er liegt in der Cutis, dicht an die Ringmuskulatur angeschmiegt (s. Fig. 4, *Rn*). Der Rückennerv, ein mächtiger Strang bei seinem Beginn wird bald dünner und dünner; ich konnte ihn nicht durch den ganzen Körper verfolgen. Seine Struktur ist identisch mit der der Schlundnerven. Das äußere Neurilemma stammt von dem äußeren Gehirnneurilemma ab. Einen zweiten, parallel verlaufenden »unteren« Rückennerv (Bürger) konnte ich nicht finden.

Zwei Kopfnerven gehen von dem dorsalen Ganglion in die Kopfspitze.

In dem Rüssel ist ein Paar seitlich verlaufender Nerven zu beobachten, sie liegen zwischen dem inneren Ringmuskelschlauch und innerem Epithel (s. Fig. 25, *Rn* und Fig. 28, *Rsn*). Die beiden Nerven sind durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden; auf den

Querschnitten bekommt man ein Bild, als ob hier eine wirkliche »Nervenschicht« wäre. Leider konnte ich nicht Methylenblaufärbung verwenden, deshalb ist die feinere Struktur der »Nervenschichte«, der Verlauf der peripheren Nerven und ihre Beziehung zu den Muskeln dunkel geblieben.

Die Sinnesorgane. Der Wurm entbehrt der Augen und Statocysten. An der Kopfspitze ist ein Grübchen (oder Kügelchen, je nachdem es eingezogen oder ausgestülpt ist) zu sehen; es ist mit langen



Textfig. 2.

Querschnitt durch die Gegend, wo die Buchten vorhanden sind (Ok. 4, Obj. BB Zeiss, mit Cam. luc. gez). *B*, Buchten; *Bep*, das hohe Wimperepithel, welches die Buchten auskleidet; *Bll*, Blutlacune; *C*, Cutis; *Dg*, dorsales Ganglion; *Dn*, dorsaler Nerv (Rückennerv); *ep*, Epithel; *Gzb*, Ganglienzellbelag; *iLm*, innere Längsmuskelschicht; *iRep*, inneres Rüsselepithel (schematisiert); *P*, Parenchym; *Rg*, Rückengefäß; *Rm*, Ringmuskelschicht; *Vg*, ventrales Ganglion.

Cilien bedeckt. Zu beiden Seiten von ihm stehen verhältnismäßig lange starre Härchen, die wahrscheinlich irgendwelche Sinnestätigkeit ausüben (s. Textfig. 1, 2 *Sh* und Fig. 34, *Sh*). An beiden Seiten des Tieres nach hinten von dem Gehirn sieht man enge, aber tiefe Einsenkungen, die ich einfach »Buchten« genannt habe (V. Schütz, »*Paralineus elisabethae*« in dem Zool. Anz. Bd. XXXVII; Nr. 22 vom 9. Mai 1911) (s. Textfig. 1, 2, *B* und Textfig. 3, *B*). Am Grunde dieser Buchten beginnt der Cerebralkanal; unter diesen verschwindet die

Cutis. Die histologische Beschaffenheit der Buchten erinnert sehr an die der Kopfspalten: es mangelt im Epithel hier und dort an den Drüsen; die epithelialen Zellen sind sehr hoch, prismatisch mit langen dichten Wimpern besetzt (Textfig. 3, *Bep*). Jede Zelle besitzt einen ovalen gut färbbaren Kern. Die Cutis, wie schon oben gesagt ist, verschwindet. Die Ähnlichkeit wird noch größer dadurch, daß die Cerebralkanäle am Grunde der Buchten münden, wie bei den Schizonemertinen am Grunde der Kopfspalten. Aber trotz dieser Ähnlichkeit existiert ein fundamentaler Unterschied zwischen diesen Gebilden: die Kopfspalten beginnen von der äußersten Kopfspitze, also terminal, die Buchten stellen nur lokale Einsenkungen der Haut dar, sie sind nach meiner Ansicht als erweiterte Mündungen des Cerebralkanals aufzufassen. »Die Kopfspalten sind bei den Lineiden stets durch genaue horizontale und seitliche Schlitze dargestellt, die an der *äußersten Kopfspitze terminal*[1] beginnen und sich bis zum Gehirn oder über dieses hinaus bis zum Munde nach hinten fortsetzen. Lineiden, an denen die Kopfspalten überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen sind, sind unter denen des Neapeler Golfes nicht bekannt, indes hatte ich früher eine unzweifelhafte Angehörige dieser Familie beschrieben, bei welcher anstatt der Kopfspalten nur sehr flache seitliche Buchten sich vorfinden« (Bürger: »Nemertini« in »Bronns Klassen und Ordnungen«, S. 134).

Also es gibt keine Lineide ohne Kopfspalten, alle sind mit solchen versorgt. Das Vorhandensein der Kopfspalten ist so wichtig, daß dieses Merkmal von Hubrecht für das System zugrunde gelegt war (»Schizonemertini«). Nur bei einem einzigen *Cerebratulus* (*Cerebratulus coloratus*) vermissen wir (nach Bürger) die Kopfspalten; mein Wurm hat aber nichts mit diesem Genus zu tun: die ganze Beschaffenheit deutet darauf, daß er ein *Lineus* sein soll, ein *Lineus* aber ohne Kopfspalten. Da das aber eine richtige »Contradictio in adjecto« wäre, bin ich gezwungen, eine neue Gattung für meinen Wurm zu erschaffen, die ich nach ihrer Ähnlichkeit mit dem Genus *Lineus* — *Paralineus* nennen will. Also kurz gesagt — die Gattung *Paralineus* ist ein *Lineus* ohne Kopfspalten.

Es existiert noch eine Tatsache, die für meine Annahme eines neuen Genus spricht: das Vorhandensein von nur zwei Muskelschichten in der Rüsselwand: einer äußeren Längs- und einer inneren Ringmuskelschicht.

Am Grunde der Buchten beginnen, wie schon oben gesagt war, die Cerebralkanäle. Von jeder Seite strebt der Cerebralkanal zu dem

[1] Mein Kursiv!

dorsalen Ganglion, welches in dieser Stelle seine Rinde verliert und vom äußeren Neurilemma umgeben ist. Vor der Verbindung mit dem Ganglion macht der Cerebralkanal einen sehr kurzen Weg.

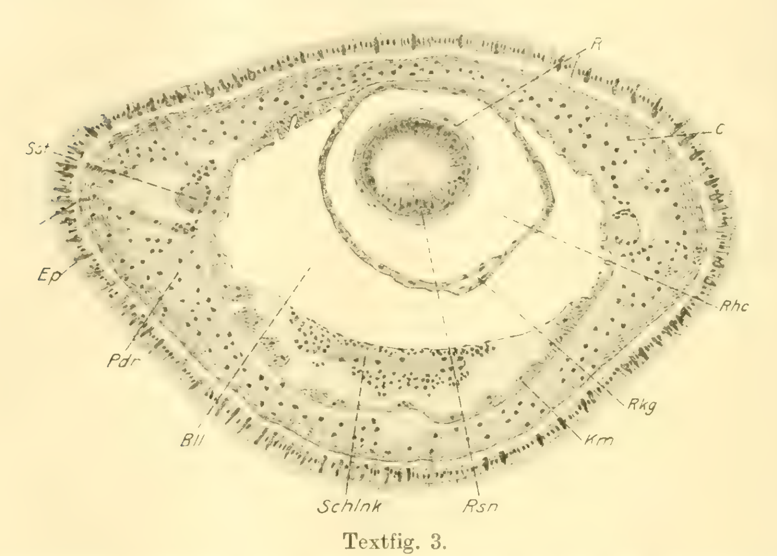
Der Cerebralkanal geht zuerst zwischen dem dorsalen und ventralen Ganglion; an das erste angelangt, biegt er um (in der Querschnittsebene) und streckt sich unter dem dorsalen Ganglienzellbelag, dann rückt er mehr lateral und setzt sich nach hinten fort. Vor seiner Endigung in das hintere Drüsenfeld biegt der Kanal sichelförmig um. In das Lumen des Cerebralkanals münden die Ausführungsgänge der beiden Drüsenzellkomplexe: »des vorderen und hinteren Drüsenfeldes.« Unmittelbar nach der Mündung der Ausführungsgänge des hinteren Drüsenkomplexes wird das Epithel des Cerebralkanals verschieden differenziert, je nachdem, ob es den medialen oder lateralen Teil auskleidet. Also in der Auskleidung des Cerebralkanals sind zwei Abschnitte zu unterscheiden: 1. vor der Mündung der Ausführungsgänge des hinteren Drüsenfeldes, 2. hinten dieser.

Das Epithel des ersteren besteht aus hohen cylindrischen Wimperzellen (s. Fig. 6). Basal liegen in den Zellen große gut tingierende Kerne. Das Lumen des Cerebralkanals ist rundlich oder oval. Das Epithel des zweiten Abschnittes besteht aus zwei ungleichartigen Teilen: 1. aus dem »lateralen« Epithel, das die äußere Bekleidung bildet, und 2. aus dem »medialen« Epithel, das den inneren Teil auskleidet. Das letztere zeigt auf den Querschnitten eine halbmondige Form, es besteht aus stäbchenartigen wimpertragenden Zellen. An der Insertionsstelle der Wimpern ist eine knöpfchenähnliche Verdickung vorhanden. Bei der Konservierung schmelzen diese beiden Verdickungen miteinander zusammen, so daß das Aussehen eines continuierlichen Saumes hervorkommt (gleich der »Cuticula« des Hautepithels, welche auch ein Kunstprodukt, wie schon oben erwähnt war, ist).

Das »laterale« Epithel besteht aus eigenartig differenzierten Zellen. Man unterscheidet nämlich in ihm zwei große birnförmige Zellen, zwichen welchen zwei kleinere liegen. Auf einigen günstigen Querschnitten ist es mir gelungen noch ein Paar kleine Zellen nachzuweisen. Also im ganzen sechs Zellen bilden das laterale Epithel. Die großen Zellen besitzen einen schnabelartigen Fortsatz, der ganz homogen aussieht (das Resultat der Verklebung und Zusammenschmelzung der Wimpern?); die beiden Schnäbel der beiden Zellen sind einander zugewandt und krummgebogen (s. Fig. 10, *Lep*). In der Anheftungsstelle dieser Fortsätze ist eine besondere Körnchenansammlung zu beobachten. Der Zellkern liegt fast in der Mitte des sehr schwach tingierten Proto-

plasma. Die kleineren Zwischenzellen besitzen auch je nur einen einzigen Kern. Näheres über den Bau dieser Zwischenzellen kann ich nicht mitteilen, da sie bei der Konservierung fast immer zusammenschrumpfen.

Die Drüsenfelder sind miteinander verbunden, sie bestehen aus großen gut färbbaren Zellen, welche mit runden Kernen ausgestattet sind. Das hintere Drüsenfeld ist mächtiger entwickelt, als das vordere; in ihm sind, außer den beschriebenen Zellen, dorsale Kugeln (Fetttropfen?) und Vacuolen vorhanden (s. Fig. 7).



Textfig. 3.

Die Blutlacune (Querschnitt). (Oc. 5, Obj. 4 LEITZ; mit Cam. luc. gez.). *Bll*, Blutlacune; *Bsm*, Basalmembran; *C*, Cutis; *Ep*, Epithel; *Km*, Körpermuskulatur; *Pdr*, Paketdrüsen; *R*, Rüssel; *Rhc*, Rhynchocölom; *Rkg*, Rückengefäß; *Rsn*, Rüsselnerven; *Schlnk*, Commissur der Schlundnerven; *Sst* Seitenstamm.

Was von den Drüsenelementen frei bleibt, ist von Ganglienzellen eingenommen — man beobachtet lateral besonders große Anhäufung, wie es auf Fig. 6 besonders schön hervortritt.

Der Verdauungsapparat fängt mit dem schlitzförmigen, weit von der Kopfspitze entfernten Munde an (s. Textfig. 1, *Msp*). Der Mund führt unmittelbar in den Vorderdarm hinein; in letzterem kann man zwei Abschnitte unterscheiden. Der hintere Abschnitt des Vorderdarms geht allmählich in den Mitteldarm über, welcher durch Darmausstülpungen »Darmtaschen« gekennzeichnet ist. Die Darmtaschen sind nicht überall gleich entwickelt: in der Richtung nach hinten in der Caudalregion nehmen sie an Größe allmählich ab bis zum völligen Verschwinden nahe an der Analöffnung. Diese »darmtaschenlose«

Strecke ist als eigentlicher Enddarm aufzufassen und dem Mitteldarm entgegenzustellen, obgleich in der histologischen Beschaffenheit beider keine durchgreifende Differenz vorhanden ist.

Histologie. Der Mund ist durch Anschwellungen des Epithels — den Lippen — begrenzt. In diesem Epithel können wir Wimper- und Drüsenzellen unterscheiden. Die ersteren sind mit den Hautwimperzellen identisch; die letzteren stellen birnförmige, längliche Drüsenzellen dar, die mit körnigem, mit Haematoxylin und Boraxcarmin sehr stark tingierendem Secret vollgestopft sind. Zwischen diesen Drüsen und

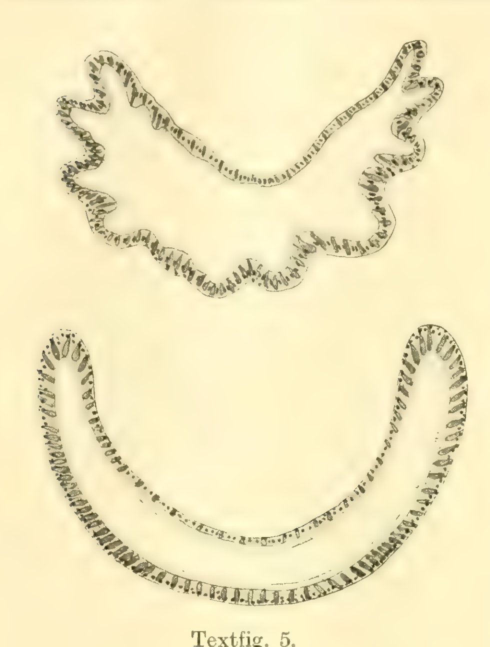


Textfig. 4.

Querschnitt durch die Mundgegend (Oc. 4, Obj. BB Zeiss; mit Cam. luc. gez.). Die Wimperbekleidung des Mundes ist weggelassen; das innere Rüsselepithel schematisiert. *Bll*, Blutlacune; *Bm*, Basalmembran; *C*, Cutis; *ep*, Epithel; *iRep*, inneres Rüsselepithel; *iLm*, innere Längsmuskelschicht; *Lm*, äußere Längsmuskelschicht; *Mnep*, Mundepithel; *Pdr*, Paketdrüsen; *Rg*, Rückengefäß; *Rhcw*, Rhynchocölomwand; *Rmsch*, Muskulatur der Rüsselwand; *Rm*, Ringmuskelschicht; *Schln*, Schlundnerven; *Spdr*, Speicheldrüsen; *Sst*, Seitenstamm.

Wimperzellen bohren sich die Ausführungsgänge der »Speicheldrüsen« den Weg, die massenhaft den ganzen Mundbezirk ausfüllen (s. Fig. 19, *Spdr* und Textfig. 4, *Spdr*). Die einzelnen Speicheldrüsenzellen stellen langgestreckte Gebilde dar, die mit einem langen Ausführungsgang ausgestattet sind. Der Kern ist stets vorhanden. Das Secret ist feinkörnig. Die Speicheldrüsen liegen innerhalb des inneren Längsmuskelschlauches und sind weder von einer Basalmembran, noch von einer Cutis vom Epithel geschieden: sie berühren ihn unmittelbar. Wahrscheinlich sind die Speicheldrüsen als modifizierte Paketdrüsen aufzufassen. Die Innervation des Mundbezirks beruht auf zwei Nerven-

strängen (Schlundnerven) und ihrer reichlichen Verzweigung (s. Textfig. 4, *Schln* und Fig. 19, *Schln*). Die Histologie des Vorderdarmes ist durch den Mangel der Speicheldrüsen (gleich nach dem Munde) gekennzeichnet. Wie schon oben erwähnt ist, kann man hier zwei Abschnitte unterscheiden: der vordere charakterisiert sich durch die Anwesenheit echter Drüsenzellen, — der hintere durch das Vorhandensein der körnchentragenden Zellen.



Textfig. 5.
Oben: Vorderdarm, vorderer Abschnitt.
Unten: derselbe in seinem hinteren Abschnitt (Oc. 4, Obj. BB Zeiss; mit Cam. luc. gez.).

In dem vorderen Abschnitte ist die dorsale Darmwand viel niedriger (fünf, sechsfach, sogar mehr) als die ventrale (s. Fig. 13, *Dep* und *Vep*, Fig. 11 u. 14). Das Lumen des Darmes ist von einem dichten Wimpersaum umgeben. Die Wimperzellen haben denselben Bau, wie die Hautwimperzellen; sie besitzen denselben Fußapparat, mit welchem die Cilien an dem Plasmaleib angeheftet sind, und dieselbe trichterförmige Gestalt (s. Fig. 16), sind aber etwas kleiner. Die Drüsenzellen liegen zerstreut zwischen ihnen — sie sind völlig den Drüsenzellen des Mundbezirks gleich. Die dorsale und noch mehr ventrale Darmwand bildet Falten. Der zweite (hintere) Abschnitt des Vorderdarmes ist gleich auf den Querschnitten zu erkennen — vor allem verrät ihn der völlige Mangel irgendwelcher Falten oder Papillen (s. Fig. 5 oben), sein Lumen hat ein ellipsoides Aussehen. Das Epithel ist viel niedriger, als das des vorderen Abschnittes. Hier kann man auch von dem »dorsalen« und »ventralen« Epithel sprechen, aber der Unterschied ist nicht so schroff, wie in dem vorigen Abschnitt. Man sieht hier keine echten Drüsen — anstatt solcher sind körnchentragende Zellen vorhanden (s. Fig. 30), welche eine längliche Gestalt haben und einen basal liegenden Kern besitzen. Sie sind mit winzigen Kügelchen oder Körnchen vollgepfropft. Die Wimperzellen sind kleiner, als die des ersten Abschnittes, da ja das

ganze Epithel niedriger ist, im übrigen stimmen sie mit jenen völlig überein.

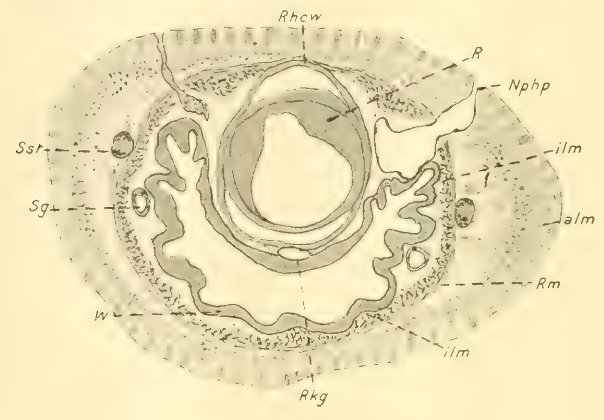
Der Übergang zum Mitteldarm vollzieht sich ziemlich rasch — auf zwei bis drei Querschnitten (Dicke 7,5 μ) sieht man noch einen gemischten Charakter — dann bekommt das Epithel das typische Aussehen, wird bedeutend höher, der Unterschied zwischen dorsalen und ventralen Teilen verschwindet, die Faltung kommt wieder zur Ausbildung (s. Fig. 28 *Mtd*; 29 *Md*). Das Lumen wird jetzt nicht elliptisch wie früher, sondern von Falten in viele Abteilungen zerlegt, außerdem stülpen die seitlichen Darmtaschen hervor, welche sich in ihrem histologischen Bau gar nicht von dem Axialrohr unterscheiden. Auch im Mitteldarm herrschen die Wimperdrüsen, aber sie haben ein völlig andres Aussehen, als die vorigen. Erstens: nur selten bleiben die Wimpern so gut konserviert, als die des Vorderdarmes, häufiger schrumpfen sie zusammen; zweitens: die Grenzen der Zellen sind kaum wahrnehmbar — sie bilden eine Art von Syncytium. Das Protoplasma ist vacuolisiert und grobkörnig, oft enthält es verschiedene Einschlüsse (s. Fig. 12 *K*, *V*). Je weiter zum After, desto mehr wird das Epithel vacuolisiert, desto mehr Einschlüsse birgt es. Es existiert im übrigen kein Unterschied zwischen dem Mittel- und Enddarm. Der letzte endigt mit einer terminal liegenden Analöffnung.

Das Rhynchodaeum stellt ein Rohr dar, das von der Rüsselinsertion bis zur Rüsselöffnung verläuft. Seine Wände sind von niedrigem Epithel gebildet. Die kleinen epithelialen Zellen liegen fest aneinander gepreßt und haben fast in der Mitte einen verhältnismäßig großen Kern. Vergebens habe ich auf meinen zahlreichen Längs- und Querschnittserien nach einer Wimperbekleidung gesucht — nirgends sah ich eine Spur derselben (s. Fig. 18).

Das Rhynchocölom ist jene Cavität, in welcher der Rüssel eingesperrt liegt; sie dehnt sich von der Rüsselinsertion bis fast zum hinteren Ende des Tieres (es endet ungefähr 15 mm weit vom After). Sein rundliches Lumen ist nicht überall gleich — in der Mitte des Körpers ist es viel mächtiger, als nach den beiden Enden. Die Rhynchocölomwand baut sich nur aus zwei Muskelschichten auf: einer äußeren Ring- und inneren Längsmuskelschicht (s. Fig. 22). Die Histologie dieser Schichten stimmt mit der der Leibesmuskulatur überein. Von innen ist das Rhynchocölom von Plattenepithel ausgekleidet (s. Fig. 22 *Rhend*). An den Stellen, wo zum Rhynchocölom ein Blutgefäß oder eine Blutlacune sich anschmiegt, verwächst die Gefäßwand mit der Rhynchocölomwand. Im Rhynchocölom verläuft das Rückengefäß, von welchem

noch die Rede sein wird. In dem Rhynchocölom sind zellige Gebilde — Rhynchocölomkörperchen — vorhanden. Sie haben eine elliptische Form (s. Fig. 21) und sind stets mit einem Kern versorgt.

Der Rüssel dehnt sich von der Rüsselinsertion bis zum Ende des Rhynchocöloms, wo er mit muskulösem Strang befestigt ist. In der Mitte des Körpers wird er breiter, als nach den beiden Enden. Die Rüsselwand baut sich aus: 1. äußerem Epithel, 2. einer Längsmuskelschicht, 3. einer Ringmuskelschicht und 4. aus innerem Epithel auf. Es ist hervorzuheben, daß nicht im ganzen Verlaufe des Rüssels solcher Bau zu finden ist: im vorderen Teil, gleich hinter der Insertion, sieht man nur die Längsmuskelschicht, die Ringmuskulatur ist noch nicht



Textfig. 6.

Nephridialporen (Querschnitt). (Oc. 3, Obj. 4 LEITZ; mit Cam. luc. gez.; etwas schematisiert). *alm*, äußere Längsmuskelschicht; *W*, Darm; *Nphp*, Nephridialporus; *ilm*, innere Längsmuskelschicht; *Rm*, Ringmuskelschicht; *Rkg*, Rückengefäß; *Rhcw*, Rhynchocölomwand; *Sst*, Seitenstamm.

zur Ausbildung gekommen (s. Fig. 25). Die Histologie der Muskelschichten ist mit der der Leibesmuskulatur identisch. Die innere Ringfaserschicht gibt einige Fasern von sich, die zur Peripherie gelangen. Die äußere Muskelschicht ist viel mächtiger entwickelt, als die innere, welche dem inneren Epithel anliegt. Es ist zu betonen, daß die innere Längsmuskelschicht fehlt. Von außen ist der Rüssel von echtem Plattenepithel umkleidet, in welchem spärliche spindelförmige Kerne vorhanden sind (s. Fig. 28 *aRep*). Das interessanteste bietet wohl das Innenepithel, welches aus ungleichartigen Gebilden zusammengesetzt ist. Es ist hervorzuheben, daß die Histologie des Rüssels nicht überall dieselbe ist: von der Rüsselinsertion einige Strecke nach hinten besteht das Epithel nur aus gleichartigen Zellen, die sehr den Zellen der Rhynchodaeumwand ähneln — man kann also dieses Epithel als

unmittelbare Fortsetzung des Rhynchodaeumepithels betrachten. Die Zellen färben sich äußerst stark mit Tinktionsmitteln; sie werden in der Richtung nach hinten immer höher und höher, bis endlich eine Differenzierung in den vormals ganz gleichwertigen Zellen zustande kommt. Wir können dann Nessel-, Drüsen- und »indifferente« Zellen unterscheiden. Auch existiert ein Unterschied in der epithelialen Auskleidung des Rüssels in der Richtung nach unten und nach oben — das ventrale Epithel erscheint viel niedriger und besitzt keine Nesselkapseln, nur Drüsenzellen, dagegen erreichen der dorsale und die lateralen Teile bedeutende Höhe und sind wie mit Nesselkapseln, so auch mit Drüsenzellen reichlich ausgestattet. Die Nesselzellen sind sehr zahlreich — sie prägen dem Rüssel sein charakteristisches Aussehen auf und sind je mit vielen Nesselkapseln versorgt.

Die Nesselkapseln lösen sich sehr leicht von den Mutterzellen ab, wie es besonders schön in vivo auf ausgeworfenen und später zerschnittenen Rüsseln zu beobachten ist. Die Nesselkapseln beherbergen in ihrem Innern einen langen hohlen Faden, welcher ausgeschleudert sein kann (s. Fig. 17). Nicht alle Nesselkapseln sind in der Größe einander gleich — man findet größere, so auch kleinere. Die ersten sind zahlreicher als die zweiten. In meiner vorläufigen Mitteilung (»*Paralineus elisabethae*« im Zool. Anz. Bd. XXXVII Nr. 22 vom 9. Mai 1911) sprach ich von den Rhabditenzellen, die ich vollgepfropft mit glashellen Stäbchen (Rhabditen) sah. Aus meinen jetzigen Studien erwies sich, daß ich damals mich irrte — die glashellen Stäbchen sind nichts andres, als die oben beschriebenen Nesselkapseln, die aber ungefärbt blieben. Bei der Untersuchung wie in vivo, so auch auf maceriertem Material, und zwar bei Färbung mit Eosin, Fuchsin, Haematoxylin sieht man eine Unmasse von diesen Gebilden: explodierte Nesselkapseln mit ausgeworfenem Faden, Kapseln mit halbausgezogenem Faden und endlich mit eingezogenem Faden. Zwischen den Nesselzellen liegen die Drüsenzellen. Ihr Secret ist homogen und färbt sich sehr schwach mit den Farbstoffen (s. Fig. 33).

Die »indifferenten« Zellen sieht man häufiger in dem vorderen Teil des Rüssels, in der Richtung nach hinten werden sie immer seltener und seltener — es kommen zur Herrschaft nur die oben beschriebenen spezialisierten Zellen. Wahrscheinlich kann man den »indifferenten« Zellen eine stützende Rolle zuschreiben. Übrigens muß ich sagen, daß das histologische Bild, welches man auf den Quer- und Längsschnitten bekommt, außerordentlich verwickelt erscheint. Um die Einzelheiten und Details auseinander zu setzen, muß man speziell mit dem feineren

Bau des Rüssels dieser und (zum Vergleich) andrer Nemertinen sich beschäftigen — eine Arbeit, welcher ich wegen Zeit- und Materialmangel meine Studien nicht widmen konnte.

Der Rüssel ist mit zwei Nervensträngen versorgt, die eine den Seitenstämmen parallele Lagerung haben. Die beiden Nervenstränge sind miteinander durch Commissuren verbunden (eine »Nervenschicht« nach BÜRGER) (s. Fig. 25 *Rn* und Fig. 28 *Rsn*).

Das Blutgefäßsystem besteht aus drei Gefäßen, die in der Kopfregion von einer einzigen geräumigen Lacune entspringen. Die letztere dehnt sich dorsal über das Rhynchodaeum fast bis zur Rüsselöffnung. In der Gegend der Gehirncommissuren wird die Lacune sehr stark komprimiert — von ihrem Lumen bleiben nur kleine kaum nachweisbare Schlitze übrig. Gleich nach dieser Region aber nimmt rasch die Blutlacune an Größe bedeutend zu und wird bald sehr mächtig. Dieser gewaltige Raum wird in der Mundgegend in zwei seitliche Partien durch das Parenchym, welches zwischen der hohen Wölbung des Mundes oder Vorderdarmes und der Rhynchocölomwand zur Ausbildung kommt, geteilt. Mit der Zunahme der Mächtigkeit des Parenchyms werden die seitlichen Bluträume immer kleiner und kleiner, bis sie endlich auf den Durchmesser enger typischer Seitengefäße herabsinken. Zu gleicher Zeit werden die Seitenlacunen von ihrer anfänglichen Lage zu beiden Seiten des Rhynchocöloms verdrängt, bis sie die typische laterale Position erhalten. In dieser Weise entspringen die Seitengefäße. Es ist hervorzuheben, daß die seitlichen Bluträume zeitige Scheidewände bekommen, die sie in mehrere Kammern teilen, nirgends aber findet eine vollständige dauernde Teilung in Schlund und Seitengefäße statt. Die Seitengefäße durchlaufen den ganzen Körper entlang bis zum Hinterende, wo sie miteinander anastomosieren.

Außer diesen Gefäßen ist noch ein Rückengefäß verhanden. Es beginnt von der Blutlacune in der Stelle, wo sie durch die Gehirncommissur stark komprimiert wird. Am Anfang verläuft das Rückengefäß im Rhynchocölom, an seiner dorsalen Wand anliegend, dann, wo die Trennung der Blutlacune in zwei seitliche Räume stattfindet, kommt es aus dem Rhynchocölom heraus, um, an seine Wand sich anschmiegend, sich nach hinten, in dem Parenchym eingebettet, fortzusetzen; endlich nach dem Verschwinden des Rhynchocöloms geht es über den Darm bis zum Hinterende.

Es existiert ein Unterschied im feineren Bau zwischen der Lacune und den Gefäßen. Die erstere wird von einem Plattenepithel, in welchem spärliche langgestreckte Kerne vorhanden sind (s. Fig. 26, Fig. 13 *Bll*,

Textfig. 3, 4 *Bll*) umgrenzt, dagegen besitzen die letzteren mehr oder minder dicke Wände, die vom echten cylindrischen Epithel gebildet sind (s. Fig. 28, 29, 32). Das Blut ist farblos; die Blutkörperchen schimmern in vivo grünlich. Sie besitzen einen runden oder ovalen, gut färbbaren Kern und sind selbst von einer rundlichen Gestalt (s. Fig. 20).

In engster Beziehung zum Blutgefäßsystem steht das Excretionssystem. Es ist mit einem Paare reichlich verzweigter Nephridialkanälchen dargestellt, welche blind mit eigenartig beschaffenen Zellen anfangen und je mit einer dorsal liegenden Öffnung mit der Außenwelt kommunizieren und auf einen sehr kurzen (1—$1^1/_2$ mm) Abschnitt des Vorderdarmes beschränkt sind, nämlich in nächster Nähe des Mundes. Die Zellen, welche das Lumen der Nephridialkanälchen an ihrem Anfang absperren, haben ein eigenartiges Aussehen, welches sie auf den Quer- sowie Längsschnitten gleich von den andern histologischen Elementen leicht erkennen läßt. Nämlich jede Zelle hat eine basale protoplasmatische Anschwellung, in welcher ein rundlicher Kern stets vorhanden ist, und einen intracellularen Raum. Von dem distalen Ende ragt eine Geißel in diesen Raum hinein. Leider konnte ich nicht die Tätigkeit dieser Zellen beobachten, trotzdem halte ich sie wegen ihrer Lage und eigenartigen Beschaffenheit für echte »verschließende« Zellen oder »Terminalzellen« (im Sinne Meisenheimers), in welchen die Wimperflamme durch die herabhängende Geißel repräsentiert ist.

Nur diese »verschließenden« Zellen ragen zu kleinen Gruppen angehäuft, in das Lumen der Blutlacunen hinein, werden also unmittelbar durch den Blutstrom umspült (s. Fig. 13 *Tz* und Fig. 26 *Tz*), alles übrige ist vom Blute durch das Endothel geschieden, mögen auch die Nephridialgänge die Lacunenwand gewaltig eindrücken und einstülpen: man sieht auch in diesen Fällen eine zwar sehr dünne, aber continuierliche Membran, welche unmittelbar vor dem Endothel anfängt und den ganzen Verlauf des Nephridialkanals auskleidet (s. Fig. 27). Was den feineren Bau der Nephridialgänge anbetrifft, so haben wir es hier mit typischem Cylinderepithel zu tun. Einen Wimpersaum im Innern der Nephridialkanäle konnte ich nirgends finden.

Das Tier ist getrenntgeschlechtlich. Die Hoden liegen bei den Männchen an den Stellen, wo beim Weibchen die Ovarien vorhanden sind, nämlich zwischen den Darmtaschen des Mitteldarmes und sogar über diesen fast bis zum Anus. Die Hoden sind strotzend mit Spermien erfüllt und mit kurzen Ausführungsgängen mit der Außenwelt verbunden (s. Fig. 29 *Asf*). Die Ovarien beherbergen große rundliche Eier,

welche mit einem kugeligen Nucleus und Nucleolus ausgestattet sind. Die Ovarien sind auch mit der Außenwelt durch kurze Ausführungsgänge verbunden (s. Fig. 28, *ovd*). Es ist mir gelungen (obwohl nicht beim *Paralineus elisabethae*, sondern *Lineus lacteus*), das Auswerfen der Geschlechtsprodukte zu beobachten. Ende Dezember sah ich in meinem Aquarium einen Wurm, der von einem Schlamm wie von Nebel bedeckt war. Als ich ihn durch die Lupe betrachtete, sah ich, wie aus dem Tiere überall lange weißliche Fäden herauskamen. Mit Hilfe des Mikroskops überzeugte ich mich, daß diese Fäden nichts andres waren, als eine Unmasse von Spermien, die miteinander verbunden lange Schnüre bildeten. Ganz dasselbe sah ich auch beim Weibchen — auch lange Fäden, die aber verhältnismäßig dicker waren. Nach einiger Zeit lösten sich die weiblichen, so auch die männlichen Schnüre auf.

Zum Schluß muß ich meine Annahme, daß es sich hier um ein neues Genus handle, welche ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (Zool. Anz. Bd. XXXVII Nr. 22 vom 9. Mai 1911) ausgesprochen habe, nochmals wiederholen. BÜRGER schreibt in seiner Monographie: »Nemertini«, in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, daß er keine Lineide ohne Kopfspalten kennt und nimmt in der Bestimmungstabelle in seinem letzten Werke »Nemertini« (im »Tierreich«) gerade das Vorhandensein der Kopfspalten als entscheidendes Merkmal an. Ohne Kopfspalten ist unter der Subfamilie Lineinae nur ein einziges Genus *Parapolia* vorhanden, aber dieses Genus hat nichts mit *Paralineus* zu tun; es unterscheidet sich von ihm in vielen Hinsichten.

Also in der BÜRGERschen Bestimmungstabelle muß ich folgende Änderungen vorschlagen.

Subfamilie: Lineinae.

Am hinteren Ende fehlt ein Schwänzchen, d. i. ein borstenförmiger weißlicher Anhang.

Ohne Kopfspalten	Rüssel mit äußerer Längs-, Ring- und innerer Längsmuskelschicht. Die Cerebralorgane bilden gesonderte, platte Anschwellungen. Kopf walzenförmig . . . . *Parapolia.*
	Rüssel mit äußerer Längs- und innerer Ringmuskelschicht. Die Cerebralorgane bilden sackförmige Anschwellungen. Kopf nicht walzenförmig . . . . *Paralineus.*

Villefranche sur mer, 22. Januar 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

aLm, äußere Längsmuskelschicht;
aN, äußeres Neurilemma;
aRep, *aRsep*, äußeres Plattenepithel des Rüssels;
Afg, *Ausf*, Ausführungsgang der Paketdrüsen;
Asf, Ausführungsgang des Spermasackes;
B, Buchten;
Bll, Blutlacune;
Bllend, Blutlacunenendothel;
Bm, *Bsm*, Basalmembran;
Bsk, Basalkörper;
Co, Cerebralorgan;
C, Cutis;
Ck, Cerebralkanal;
Cs, Centralsubstanz;
D, Darm;
Dg, das dorsale Ganglion;
Dgk, die dorsale Gehirncommissur;
Dep, das dorsale Epithel des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes;
Dr, *Drz*, Drüsen;
Drg, Drüsengänge;
E, Eier;
Ep, *ep.*, Hautepithel;
epdr, *epdrz*, epitheliale Drüsenzellen;
Epdrk, Kerne der epithelialen Drüsen;
Epdrs, Secret der epithelialen Drüsen;
Epzm, *epRm*, epitheliale Ringmuskelschicht;
Fst, Fortsatz der Ganglienzellen;
G, Geißel;
Geh, Gehirn;
GzI, *GzII*, *GzIII*, Ganglienzellen der ersten, zweiten und dritten Art;
Gzbl, Ganglienzellbelag;
H, Hoden;
Hdr, hinteres Drüsenfeld des Cerebralorgans;
iLm, innere Längsmuskelschicht;
iN, inneres Neurilemma;
iR, intracellularer Raum;
iRep, *iRsep*, inneres Rüsselepithel;
K, Körnchen;
Km, *Kpm*, Körpermuskulatur;
Kn, Knöpfchen;
Kpl. Kopflacune;
Lep, »laterales« Epithel des hinteren Abschnittes des Cerebralkanals.
Lm, *Lmsch*, Längsmuskelschicht;
Md, *Mtd*, Mitteldarm;
Mep, »mediales« Epithel des hinteren Abschnittes des Cerebralkanals;
Mpz, membrana propria;
Msk, Muskeln;
Msp, Mundspalte;
N, Nucleus;
Nph, Nephridien;
Nphk, Nephridialgang;
Nsk, Nesselkapseln;
Ov, Ovarium;
Ovd, Ausführungsgang mit der äußeren Öffnung des Eierstockes;
P, Parenchym;
Pdr, Paketdrüsen;
Pdrk, Kerne der Paketdrüsen;
R, Rüssel;
Rc, *Rhc*, Rhynchocölom;
Rcw, Rhynchocölomwand;
Rg, Rückengefäß;
Rhc, Rhynchocölom;
Rhd, Rhynchodaeum;
Rhcend, Rhynchocölomendothel;
Rm, Rüsselmuskulatur;
Rmsch, Ringmuskelschicht;
Rn, Rückennerv;
Rsn, Rüsselnerven;
Rsend, Rüsselendothel;
Sh, Sinneshärchen;
Schln, Schlundnerven;
Schnfst, schnabelähnlicher Fortsatz der lateralen Zellen des »Lateralepithels« des Cerebralkanals;
Sg, Seitengefäß;
Spdr, Speicheldrüsen;
Sst, Seitenstamm;

St, Stäbchen;
Tgr, Terminalgrübchen;
Tz, Terminalzellen;
V, Vacuole;
Vafg, verbreiterte Ausführungsgänge der Paketdrüsen;
Vep, das ventrale Epithel des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes;
Vrz. »verästelte« Zellen;
W, Wimpern;
Wz, Wimperzellen.

Tafel VII.

Fig. 1. Das Epithel und die Paketdrüsen (aus einem Querschnitt). (Ob. $^1/_{12}$ Zeiss Oc. 3. Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 2. Hautwimperzelle (Maceration). (Kompens. Oc. 12 Ölimmers. Ob. $^1/_{12}$ Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 3. Parenchym. (Oc. 1. Ölimmers. Ob. $^1/_{16}$. Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 4. Querschnitt durch das Gehirn. (Oc. 1, Ob. 6 Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 5. Querschnitt durch den Seitenstamm. (Oc. 1. Ölimm. Ob. $^1/_{16}$. Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 6. Querschnitt des Cerebralorgans. Mündung der Ausführungsgänge des sogen. vorderen Drüsenfeldes. (Oc. 1, Ob. Leitz $^1/_{12}$. Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 7. Hinteres Drüsenfeld. (Oc. 3. Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss. Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 8. Ganglienzelle der dritten Art (aus einem Querschnitt durch das Gehirn). (Oc. 3 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 9. Ganglienzelle der zweiten Art (aus einem Querschnitt durch das Gehirn. (Oc. 4 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 10. Der Cerebralkanal in seinem hinteren Abschnitt, wo die Differenzierung des Epithels in »laterales« und »mediales« zur Ausbildung kommt. (Querschnitt, Oc. 1, Ob. $^1/_{16}$ Leitz, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 11. Das dorsale Epithel des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes. (Oc. 3 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, Ölimmers.)

Fig. 12. Mitteldarmepithel nicht weit vom After. (Oc. 1 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 13. Vorderdarm, vorderer Abschnitt. (Querschnitt, Oc. 1, Ob. 4 Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 14. Das ventrale Epithel des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes. (Querschnitt, Oc. 1 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, Ölimmers.)

Fig. 15. Hautmuskelschlauch (Längsschnitt). (Oc. 2, Ob. BB Zeiss; mit Cam. luc gez.)

Fig. 16. Wimperzelle aus dem Vorderdarm (aus einem Querschnitt). (Oc. 3 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 17. Isolierte Nesselkapseln. (Kompens.-Oc. 12, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss.)

Tafel VIII.

Fig. 18. Rhynchodaeum (Querschnitt). (Oc. 1 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 19. Speicheldrüsen. (Oc. 1, Ob. 6 Leitz.)

Fig. 20. Blutkörper. (Oc. 1, Ob. $^1/_{16}$ Leitz, Ölimmers.)

Fig. 21. Rhynchocölomkörper. (Oc. 1, Ob. $^1/_{16}$ Leitz, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 22. Rhynchocölomwand (Querschnitt). (Oc. 1, Ob. $^1/_{16}$ Leitz, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 23. Nephridialkanal (Querschnitt). (Oc. 1, Ob. $^1/_{16}$ Leitz, Ölimmers.; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 24. Terminalzelle (aus einem Querschnitt). (Oc. 5 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 25. Querschnitt durch den Rüssel, nahe der Rüsselinsertion. (Oc. 3, Ob. 6 Leitz; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 26. Das Hineinragen der Terminalzellen in das Lumen einer Blutlacune. (Oc. 1 Leitz, Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, Ölimmers.)

Fig. 27. Die Beziehung der Nephridialkanäle (schwarz) zu dem Blutgefäßsystem (rot) (nach einem Querschnitt wenig schematisiert).

Fig. 28. Querschnitt durch die Mitteldarmregion. Ovarien. (Oc. 5, Ob. 4 Leitz mit Cam. luc. gez.; die Wimperbekl. des Körpers ist weggelassen.)

Fig. 29. Querschnitt durch die Mitteldarmregion. Hoden. (Oc. 1, Ob. 4 Leitz, mit Cam. luc. gez.)

Fig. 30. Vorderdarm. Hinterer Abschnitt. (Oc. 2, Ölimmers., Ob. $^1/_{12}$ Zeiss, mit Cam. luc. gez.)

Fig. 31. Querschnitt durch die Kopfspitze. (Oc. 4, Ob. BB Zeiss; mit Cam. luc. gez.

Fig. 32. Seitengefäß (Querschnitt). (Oc. 2 Ölimmers., Ob. $^1/_{12}$ Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 33. Rüssel (Querschnitt). (Oc. 2, Ob. $^1/_{12}$, Ölimmers., Zeiss; mit Cam. luc. gez.)

Fig. 34. Der vordere Teil des Wurmes (Rekonstruktion.)

Fig. 35. *a*, *Lineus lacteus*. Ein mittelgroßes Exemplar (nat. Größe). *b*, *Paralineus elisabethae* (nat. Gr.). *c* und *d*, derselbe zusammengeknäuelt. *e*, das vordere Ende desselben, zehnfache Vergrößerung.

Beiträge zur Kenntnis der Önocyten von Ephestia kuehniella Zeller.

Von

Walter Stendell

Mit 3 Figuren im Text und Tafel IX.

I. Einleitung.

Im folgenden sollen Zellen behandelt werden, welche bei fast sämtlichen Insekten gefunden worden sind, und wohl allgemein unter dem Namen Önocyten bekannt sind. Die Önocyten sind Zellgebilde, welche häufig eine mächtige Entfaltung erfahren und daher meistens leicht im Präparat in die Augen fallen. Daß derartige Zellen für das Leben der Insekten von nicht geringer Bedeutung sein werden, ist wohl sicher. So sind sie denn, wenn auch erst in neuerer Zeit, verschiedentlich Gegenstand der Untersuchung geworden. Wiewohl im Laufe der so entstandenen Abhandlungen sehr mannigfache Beobachtungen mitgeteilt worden sind, ist es doch noch keineswegs gelungen, über die physiologische Bedeutung der Önocyten Klarheit zu erlangen. Der Grund ist wohl der, daß die Mehrzahl der Forscher mit ganz geringen Ausnahmen die Önocyten nur nebensächlich im Anschluß an andre Gewebs- und Organbildungen untersuchten. Es war daher nicht ungereimt, diese Zellen ganz allein mit möglichster Berücksichtigung ihrer sämtlichen Lebensstadien zu bearbeiten. Ich muß gestehen, daß auch ich über die Lebensäußerungen der Önocyten keine positiven Ergebnisse gewonnen habe. Dennoch dürften meine mannigfaltigen morphologischen Befunde, welche die meiner Vorgänger wesentlich ergänzen, nicht ungeeignet sein, einiges Licht auf die Biologie dieser recht interessanten Drüsenzellen zu werfen.

II. Bezeichnung und physiologische Deutung der Önocyten in der Literatur.

Ich brauche hier keinen ausführlichen historischen Überblick über die ganze Önocytenliteratur vorauszuschicken, da dieselbe in den Arbeiten

von KOSCHEVNIKOV, RÖSSIG und WEISSENBERG in erschöpfender Weise aufgeführt worden ist. Daher möge an dieser Stelle nur kurz dargestellt werden, welche Wandlung die Bezeichnung der in Frage kommenden Zellgebilde und die Ansichten über ihre physiologische Bedeutung durchgemacht haben.

Wenn wir absehen von den älteren Arbeiten von FABRE, SIRODOT und KÖLLIKER, welche die Zellen wohl schon bemerken, aber ihnen keinen besonderen Namen beilegen, treffen wir zuerst bei LANDOIS auf den Namen »Respirationszellen«, den er wegen ihrer Lage an Tracheen gebraucht. Ebenso wie er sie als secernierende Zellen ansieht, schreibt GRABER wenig später von seinen »eingesprengten Zellen«, man habe es wohl mit einzelligen Drüsen von unbekannter Funktion zu tun. Die Bezeichnung Önocyten führt dann WIELOWIEJSKI wegen der weingelben Farbe der Zellen ein. Er zählt sie dem Blutgewebe zu und unterscheidet schon grosse und kleine Önocyten, die ersten in kleinen Gruppen metamer geordnet in der Körperhöhle, die zweiten, an der Hypodermis flächenhaft anliegend, ebenfalls segmental verteilt.

Obwohl die Diagnosen von WIELOWIEJSKI die Zellgebilde ziemlich ausreichend kennzeichnen, werden auch nach ihm die Önocyten noch vielfach mit andern Namen belegt. Besonders VERSON und BISSON beschreiben von *Bombyx mori* die größeren, dann VERSON allein die kleineren Zellen. Wiewohl in diesen Arbeiten auf die Befunde der Vorgänger, auch auf die von WIELOWIEJSKI, Bezug genommen wird, werden dennoch die großen Zellen als hypostigmatische, die zweiten, kleineren, als epigastrische Drüsenzellen bezeichnet. Beide Arbeiten stellen die Zellen in ihrem Verhalten ausführlich dar. In einem deutschen Referate dieser beiden Arbeiten vergleicht VERSON die beiden Zellarten miteinander und präzisiert ihre Unterscheidungsmerkmale genau. Für *Lasius flavus* beschreibt KARAWAIEW als »Drüsenzellen« Gebilde, die wir leicht mit den großen Önocyten WIELOWIEJSKIS und »Subhypodermalzellen«, die wir mit den kleinen Önocyten identifizieren können. Erst in den folgenden Arbeiten wird der Name »Önocyten« von den Autoren aufgenommen und im Sinne WIELOWIEJSKIS verwertet. So geben BERLESE in mehreren Arbeiten und KOSCHEVNIKOV für *Apis mellifera* gute Beschreibungen. Letzterer führt nach der Zeit des Auftretens die Bezeichnungen »larvale« für die großen und »imaginale« Önocyten für die kleinen Zellen ein. Beide Forscher sehen in den Önocyten Excretionsorgane, befähigt, Ausscheidungsprodukte des Stoffwechsels aufzuspeichern. In seiner vielseitigen Arbeit über die Organe der Gallwespenlarven geht RÖSSIG auf

die larvalen und imaginalen Önocyten ein und führt zahlreiche Befunde auf. Zuletzt hat dann WEISSENBERG für *Torymus nigricornis* das Verhalten der Önocyten während der Metamorphose dargestellt, wobei auch er zwei Generationen derselben Zellart unterscheidet. Önocyten werden auch in embryologischen Arbeiten hier und da erwähnt, so von GRABER und HEYMONS, neuerdings von HIRSCHLER.

Ganz kürzlich nun stellt VERSON eine Übersicht über Drüsenzellbildungen bei Insekten zusammen und hält noch immer an seiner alten Trennung der larvalen und imaginalen Zellen fest. Die letzteren nennt er jetzt »postlarvale Drüsenzellen«. Kurz darauf veröffentlichte ich eine kurze Notiz über diese Drüsenzellen auf Grund von Beobachtungen an verschiedenen Lepidopteren, besonders *Ephestia kuehniella*. Ich bekannte mich zu der Ansicht von VERSON, daß zwar Parallelerscheinungen bei beiden Zellarten zu konstatieren sind, daß aber eine Vereinigung derselben zu einer Zellart, wie es die Bezeichnung »larvale und imaginale Generation« voraussetzt, wohl zu weit gegangen erscheint. Nachdem ich jedoch meine Untersuchungen nunmehr speziell auf *Ephestia* allein richtete und hier auch die ersten intraovalen Stadien unsrer Drüsenzellen beobachtete, in denen die großen Zellen den kleinen weit mehr ähneln, scheint es mir doch berechtigt, in den letzteren Gebilde zu sehen, welche die großen Zellen zu ersetzen geeignet sein können. Hierzu bewog mich auch die Überlegung, daß bei vielen Lepidopteren, und wohl besonders bei *Ephestia*, die kleinen Drüsenzellen wegen der wenig lebhaften Stoffwechselvorgänge bei den Imagines ihre Funktion wesentlich eingeschränkt haben werden, ein Umstand, auf den ich auch früher schon hinwies.

Da ich also nunmehr engere Beziehungen der beiden Zellarten zueinander anerkenne, so halte ich es für praktisch, denselben doch ihren alten, gut eingebürgerten Namen »Önocyten« zu lassen, obwohl mir derselbe nicht durchgehend angebracht erscheint, da wir durchaus nicht bei allen Zellen, auch bei denen von *Ephestia* nicht, eine hervorstechend gelbe Farbe wahrnehmen können. Wenn wir aber beide Önocytenarten überall durchaus unterscheiden können, so wäre es von Vorteil, denselben durch ein unterscheidendes Attribut, auch vielleicht durch ein Präfix einen Namen zu geben, der ihre Eigenart am typischsten kennzeichnet. Nun zeigt sich der Übelstand, daß die bisher gebräuchlichen Beziehungen leider nicht mehr prägnant genug sind. Es möge allein auf folgendes hingewiesen sein. Die zuerst auftretenden Zellen bestehen häufig bis zum Imagostadium fort, wie es auch vorkommen kann, daß die zweiten Zellen garnicht zur Entwick-

lung kommen oder aber ihre Hauptentwicklungszeit in der Puppe haben. Auch tritt bei *Ephestia* von den ersten Zellen im Embryo bereits eine Blüteperiode mächtiger Entfaltung auf. Diese Umstände würden schon allein die Ausdrücke »larvale« und »imaginale Önocyten« zu sehr schiefen, ja irreführenden Bezeichnungen stempeln können. Ferner stehen wohl die Zellen nicht immer in dem Größenverhältnis, daß die einen immer als »große«, die andern als »kleine« Önocyten angesprochen werden könnten. Wenn VERSON die erste Zellart als »hypostigmatische« bezeichnet, so stimmt, wie wir im folgenden sehen werden, diese Benennung für die Verhältnisse bei *Ephestia* nicht recht zu. Eher könnte man diese Generation wegen der allgemeinen Lagebeziehung zum Tracheensystem als epitracheale Önocytengeneration bezeichnen. Der Ausdruck »epigastrische Drüsenzellen« kann leicht mißverstanden werden, da eine Lage am Verdauungskanal, wie es diese Bezeichnung erforderte, nirgends konstatierbar ist. VERSON hat wohl die Lage an der Bauchwand darunter verstanden, allein auch diese ist nicht allgemein. In Hinsicht auf die fast stets auftretende Scheiben- oder Plattenanordnung dieser Zellen könnte man sie wohl als discoidale Önocytengeneration bezeichnen. Man soll jedoch ein Organ möglichst nicht nach seiner topographischen Lage oder seiner Gestalt bezeichnen, wenn es so überaus häufig bei einer Tierklasse vorkommt, weil wohl stets in der einen oder der andern Ordnung die Norm durchbrochen werden wird. Da sich aber von den als Önocyten bezeichneten Drüsenzellen physiologische Merkmale noch nicht geben lassen, so halte ich es bis dahin für das Klügste, einfach von Önocyten der ersten, der zweiten Generation usw. zu sprechen und dieses in ontogenetischer, nicht in phylogenetischer Hinsicht aufzufassen.

III. Methoden der Untersuchung.

Zur Untersuchung kam *Ephestia kuehniella*, die sich leicht in Gläsern mit Kleie züchten ließ, von der Embryonalzeit bis zum Imagostadium. Hierbei bearbeitete ich einander in möglichst kleinen Abständen folgende Altersstadien. Die Embryonen wurden fixiert in einem Gemisch von gesättigt-wässeriger Quecksilberchloridlösung + 3-%iger wässeriger Salpetersäure zu gleichen Teilen. Das Gemisch, von HIRSCHLER empfohlen, hat mir auch bei andern Insektenembryonen gute Dienste geleistet. Ich ließ die Eier etwa zwei bis zweieinhalbe Stunde darin, wobei ich das Gemisch erst stark erwärmte, dann allmählich erkalten ließ. Die Larven, Puppen und Imagines wurden vornehmlich in CARNOYS Gemisch, eine Anzahl auch in einer Mischung

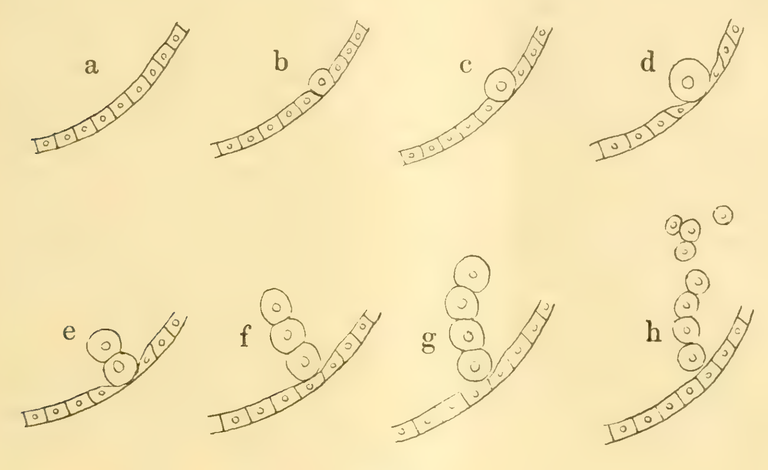
von 100 Teilen 4%igem käuflichen Formol, 15 Teilen gesättigt wässeriger Pikrinsäure, 10 Teilen wässeriger Salpetersäure ($1 + 9\ H_2O$) fixiert. Um ein schnelles Gerinnen der Gewebebestandteile zu bewirken, brachte ich die Objekte stets erst auf einige Sekunden in heißes Wasser, ehe ich sie in die Fixierungsflüssigkeit legte. Ich konnte danach die Objekte, ohne ein Hervorquellen von Organen zu erhalten, zwecks besserer Durchdringung anschneiden und besonders die langen ausgewachsenen Raupen strecken. Dies geschah nach dem Anschneiden, indem ich mit Fließpapierstreifchen und kleinen Nadeln die Raupen in der gewünschten ausgestreckten Lage auf Korkplättchen spannte, welche dann etwas beschwert wurden, um in der Fixierungsflüssigkeit, in der die Objekte bald gehärtet wurden, unterzutauchen. Ich erreichte es so, daß die betreffenden Larven für sagittale und frontale Längsschnitte durchaus gerade gestreckt waren. Alle Objekte wurden in Paraffin geschnitten. Da jedoch alte Larven, und besonders Puppen, leicht brüchig werden, so gebrauchte ich für sie die Methode von KULTSCHIZKY, nämlich Origanumöl und kombiniertes Paraffin und Celloidin. Sonst war das Vorharz stets Chloroform. Bei größeren Objekten mußte jedesmal die Schnittfläche mit Mastixcollodiumätherlösung nach HEIDER betupft werden. Meine Schnitte färbte ich in verschiedenen der gebräuchlichen Farbgemische. Am zweckdienlichsten war DELAFIELDsches Hämatoxylin mit etwas Essigsäure versetzt und eine Nachfärbung mit VAN GIESON oder eine Differenzierung mit salzsaurem Alkohol unter Nachbläuen durch Ammoniak.

IV. Embryonale Stadien der Önocyten.

Der erste Ursprung der Önocyten liegt bei *Ephestia* schon ziemlich frühe in der Intraovalperiode. Während sich im ganzen Umfange der Keimscheibe das Ectoderm als eine verhältnismäßig gleich hohe Schicht von Zellen ausbreitet, die untereinander an Größe wenig differieren, finden wir in verschiedenen Abdominalsegmenten, und zwar in den sieben ersten, wie sich an beiden Seiten des Embryos etwa in der Mitte zwischen der Höhe der Stigmeneinstülpung und der ventralen Medianlinie, etwas caudal vom Stigma, je eine Ectodermzelle etwas vergrößert (Textfig. *A*, *b*). Diese Zelle, es scheint in jedem Falle nur eine einzige zu sein, ist die Initialzelle der embryonalen Önocytengeneration. Die Zahl der sich vergrößernden Ectodermzellen kann bei andern Objekten eine mehr oder weniger große sein. Nach VERSON findet sich bei *Bombyx mori* ein ganzer Zellhaufen vor, ein Befund,

der sich allerdings nicht auf die erste Anlage, sondern ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium bezieht.

Nach allen neueren Untersuchungen ist es jetzt feststehend, daß sich die Önocyten aus dem Ectoderm entwickeln. Schon TICHOMIROFF, KOROTNEFF und dann GRABER haben diese Tatsache klar ausgesprochen. Auch nach HEYMONS haben wir in den Önocyten »bestimmte Ectodermzellen zu erblicken, die in segmentaler Anordnung unmittelbar hinter den Tracheeneinstülpungen zur Anlage kommen«. Die oben erwähnte Initialzelle wölbt sich bei ihrer Größenzunahme halbkugelförmig in die Leibeshöhle hinein über die Ectoderminnenfläche hinaus,



Textfig. *A*.

Schema der Entwicklung der Önocyten im Embryo. Die Initialzelle vergrößert sich und vermehrt sich zu einer Kette, die sich vom Ectoderm loslöst. In *h* haben sich einige Elemente bereits zerstreut.

bleibt aber noch fest im Verbande der andern Zellen stecken. Bei stärkerem Wachstum rundet sie sich mehr und mehr zur Kugelform ab (Textfig. *A*, *c*). Hierbei hängt sie mit einem Pol noch fest an der Außenhülle an, ebenso wie die Ectodermzellen, erscheint aber, weil dieser Pol abgerundet ist und die Nachbarzellen sich dicht um ihn herumschließen, wie in eine napfförmige Mulde eingesenkt (Textfig. *A*, *d*). Da nun diese Zelle auch in ihrem Bau bereits eine andre Beschaffenheit zeigt, indem sie einen saftigen homogenen, nur gering färbbaren Plasmaleib und einen lichten Kern trägt, so erscheint sie von den Ectodermzellen mit ihrem dunkel gefärbten Kern und Plasma bereits deutlich gesondert und wie von der Leibeshöhle aus in das sich darunter verjüngende Ectoderm eingedrückt (Textfig. *A*, *a*—*d*).

Die Angaben mehrerer Embryologen stimmen mit diesem Befunde im wesentlichen überein. Wenige beschreiben allerdings die Entstehung dieser Drüsenzellen eingehender. Während mir die russische Arbeit von Tichomiroff über *Bombyx mori* nicht zugänglich war, konnte ich aus den Darstellungen von Korotneff, welchem Tichomiroffs Arbeit vorlag, entnehmen, daß die Befunde beider Forscher im wesentlichen den meinigen entsprechen. Ich zitiere daher Korotneff: »In viel späterer Zeit, wenn sich die Tracheen der *Gryllotalpa* schon angelegt haben, entsteht in der Nähe der Stigmen eine Bildung, die ich als Mesenchym ansehe. Diese Bildung war von Tichomiroff unter dem Namen »Drüsenkörper« bei *Bombyx mori* beschrieben. Über die Bedeutung und physiologische Rolle desselben ist leider weder Tichomiroff, noch ich, ins klare gekommen; über seine Entstehung kann ich nur wiederholen, was von Tichomiroff für *Bombyx* beschrieben war: nämlich diese Bildung, die aus großen, saftigen Zellen besteht, stammt vom Ectoderm ab, gerade in der Weise, wie ich es für den Fettkörper beschrieben habe (Fig. 42). Die Zellen des Ectoderms vertiefen sich keulenartig ins Innere; nie habe ich dabei eine Abschnürung oder Teilung wahrgenommen. Je weiter die Zelle steigt, desto größer und saftiger wird sie. In der Larve liegen diese Zellen als Klumpen reihenweise in der Nähe von Tracheen.«

Bei *Stenobothrus* sieht Graber (1891) »im dicken Ectoderm der Seitenwandungen des Embryos, und zwar an einer Stelle etwas ventralwärts von den künftigen Stigmen einige auffallend große Kerne (bzw. Zellen)«, die zuerst noch in der Reihe der übrigen liegen, dann beim Anwachsen der Zellen »bereits in das Mesoderm hinein« ragen. Später erscheint das ganze Gebilde als »keulenartiger Körper«, der scharf getrennt vom Ectoderm ist, aber in eine Nische desselben eingesenkt liegt. Auch Wheeler (1889) bildet von *Doryphora decemlineata* auf seiner Fig. 89 große abgerundete Zellen ab, die im Ectoderm gelegen sind, bzw. zum Teil dasselbe verlassen haben. Obwohl er diesen Gebilden eine andre Deutung gibt, glaube ich, daß es sich wohl um Önocyten handeln kann, eine Annahme, die bereits Graber ebenfalls ausgesprochen hat.

Neuerdings hat Hirschler für *Donacia crassipes* die Entstehung der Önocyten beschrieben. Auch hier treten im Bereiche des Ectoderms größere abgerundete Zellen in der Nähe der Stigmenanlagen auf. Anfangs sind sie zu »Klümpchen angehäuft« und erheben sich etwas über das Ectodermepithel. Er sieht dann noch eine sehr ähnliche Art von Zellen, deren Entstehung der von mir gesehenen noch weit mehr

ähnelt, und schreibt von ihr, daß sich eine Zelle »gegen die Körperhöhle keulenartig erweitert und über das Ectodermniveau erhebt«. Eine andre derartige Zelle sieht er, die schon im »Auswandern aus dem Ectoderm begriffen ist«, und endlich eine, die schon frei außerhalb desselben angetroffen wird.

Bald erreicht bei *Ephestia* die Initialzelle die zehnfache Größe der Ectodermzellen und teilt sich alsdann in zwei Zellen (Textfig. *A*, *e*). Die Teilungsebene liegt parallel dem Verlaufe der Ectodermpartie, an der die Zelle anhängt. Die Teilung ist eine amitotische und beginnt mit einer einfachen Durchschnürung des Kerns und einer nachfolgenden der Zelle. Dieselbe Art der Teilung wird bei Raupen später angetroffen und führt auch dort eine Bildung von Zellbändern herbei. Durch einige weitere Teilungen entsteht eine kurze Zellkette, welche mit ihrem Anfangsteil noch in der verjüngten Partie des Ectoderms steckt, während das freie Ende in die Leibeshöhle des Embryos hineinhängt. Nun zeigt es sich, daß die Zellbänder dem Stigma entgegenwachsen, und zwar haben sie nach drei Teilungen etwa die Höhe des Stigmas schon erreicht. Die Zellketten biegen sich dabei meist etwas nach der lateralen Leibeswand um und liegen dadurch ungefähr in der Richtung, in der bei weiter vorgeschrittenem Alter die Hauptsegmenttrachee streicht (Fig. 1 und Textfig. *A*, *f* u. *g*). Indem sich die Ectodermzellen bei gleichzeitiger Vermehrung mehr zusammenschließen, schieben sie auch die Önocytenkette mehr und mehr aus ihrem Verbande heraus und glätten die anfangs vorhandene Mulde wieder aus (Textfig. *A*, *e*—*g*).

Den engen Verband mit dem Ectoderm scheinen die Drüsenzellen überall mehr oder weniger früh aufzugeben. Nach Hirschler vollzieht sich bei *Donacia* die Weiterentwicklung im Embryo ebenfalls so, daß die Önocyten ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm verlieren und frei »in der Körperhöhle um die Tracheenstämme herum zu liegen« kommen. Hier bilden sich, wie bei *Ephestia*, auch Zellketten, während sonst meistens gehäufte Gruppen auftreten. So zeichnet Verson von seinem *Bombyx mori*-Embryo einen geschlossenen Zellhaufen am Tracheenstigma.

Bei den sich mehrfach wiederholenden Teilungen werden die Önocyten bei *Ephestia* merklich kleiner, während am terminalen Ende der Zellkette sich einige Elemente bereits ablösen und mäßig zerstreuen (Textfig. *A*, *h*). Hier beim Embryo bereits treten in den Önocyten Vorgänge auf, die ich mit aller Sicherheit als Secretionen anspreche. Wir sehen, wie im Kern eine Anzahl von hellen, stark lichtbrechenden

Körperchen auftritt. Diese Einschlüsse drängen durch ihre Anwesenheit die Chromatinkörnchen beiseite, so daß diese unregelmäßig verteilt erscheinen. Die Einschlüsse sind von sphärischer oder längsovaler bis spindelförmiger Gestalt und stellen Tröpfchen von einer Flüssigkeit dar, die nichts andres ist, als ein im Kern auftretendes Secret, wie es später bei den älteren Önocyten weit besser zu sehen ist. Es dauert nicht lange, so befinden sich die Kerne wieder in ihrer alten Verfassung, ihr Chromatin ist wieder dicht gedrängt verteilt, und der Kern selbst erscheint auch weniger aufgetrieben. Die Secreteinschlüsse dagegen sind aus dem Kern verschwunden und werden hier und da im Plasma angetroffen. Wegen der Kleinheit der Zellen beim Embryo lassen sich diese Vorgänge nicht so klar wie bei älteren Tieren beobachten und sind auch erst bei genügender Kenntnis dieser Secretionsbilder für das geübtere Auge erkennbar. Sicherlich ist es aber sehr interessant, daß schon im Embryo des mittleren Alters die Önocyten eine solche Entwicklungshöhe erreicht haben, daß sie ihre Funktion bereits in einem ihrer Größe entsprechenden Maße ausüben. Ich habe derartige, beim Embryo funktionierende Zellen nicht figürlich dargestellt, da dieselben sich nicht von Bildern unterscheiden, wie sie die Fig. 22 und 23 wiedergeben. Die Zellen auf Fig. 1 sind bereits Zellen von solchen Stadien. Wegen der Kleinheit der Abbildung habe ich es jedoch unterlassen, die Secreteinschlüsse einzuzeichnen. Bei den Larven werde ich noch einmal eingehender auf diese Vorgänge der Secretion zurückkommen müssen.

Da bei fortschreitender Aufzehrung des Dotters und den sich häufig einander folgenden Teilungen die sämtlichen Zellen des Embryos unansehnlicher und vacuolisierter werden, so darf es nicht Wunder nehmen, wenn auch die Önocyten ihr pralles Aussehen verlieren und besonders ihr Plasmaleib im Vergleich zum Kern sehr schwindet. Ja, ich bin sogar der festen Überzeugung, daß ein großer Teil dieser Drüsenzellen zugrunde geht, und nur besonders diejenigen Zellen fortbestehen, welche in der Nähe der Trachee meist dem Stigma am nächsten, einige vielleicht auch am Ursprungsort, liegen und miteinander in Verbindung geblieben sind. Das Resultat ist das, daß im alten, zum Ausschlüpfen reifen Embryo und in der jungen, eben geschlüpften Larve die Önocyten nur mit Mühe, sehr häufig umsonst, gesucht werden. Wir sehen alsdann Bilder, wie es z. B. Fig. 2 darstellt. Die Önocyten sind in sehr geringer Zahl nahe der Trachee und etwas ventral vom Stigma vorhanden. Sie übertreffen jetzt an Größe nur wenig die mesodermalen Zellen in der Körperhöhle, und zwar ist der Kern beträchtlicher an

Größe und blasig aufgetrieben, während der Plasmakörper nur eine dünne geschrumpfte Schicht darstellt. Solche Bilder waren es, die mich vor Kenntnis der früheren embryonalen Stadien veranlaßten, in meiner Publikation über diese Drüsenzellen zu schreiben, sie legten sich beim alten Embryo in sehr geringer Zahl dicht am Stigma an. Wir wissen jetzt, daß es noch eine frühere Generation dieser Zellen gibt, die eine lebhafte Blüteperiode durchmacht und durch biologische Umstände zur Degeneration gezwungen wird. Wie die Zellen dann wieder, zur neuen Entwicklung durch lebhafter werdenden Stoffwechsel angeregt, sich restaurieren und sich zu einer neuen üppigen Generation ausbilden, werden wir bei der Larve im folgenden sehen.

V. Anordnung des Önocytensystems in der Larve.

Wir haben am Ende des vorigen Abschnittes gesehen, daß die Önocyten in sehr geringer Zahl bei der ausschlüpfenden Raupe in der Nähe der Tracheen angetroffen werden. Ich zähle jetzt nur etwa ein bis drei Zellen jederseits in jedem Segment. Im Gegensatz hierzu steht die Raupe von *Bombyx mori*, bei der Verson und Bisson niemals weniger als 28, nicht mehr als 45 Einzelzellen konstatierten, die vom Embryo zur ausschlüpfenden Raupe ausdauerten, während bei *Ephestia* die Zellen in der Mehrzahl nicht fortbestehen.

Schon die geringe Zahl der Önocyten bei *Ephestia* bedingt es, daß zunächst von der oft beschriebenen traubenförmigen Anordnung gar keine Rede sein kann. Dahingegen machen die Zellen noch verschiedene Lageveränderungen durch, die mit einer mäßigen Vermehrung Hand in Hand gehen und vermutlich von dieser bedingt werden. In jungen, eben geschlüpften Larven liegen die Drüsenzellen meist mehr in der Nähe des Stigmas (Textfig. *B, a*), während ich an der ventralen Ursprungsstelle die Zellen vergeblich suchte. Bei wenig älteren Stadien findet man bereits eine geringe Vermehrung auf drei bis vier Zellen vor, welche sich an der Trachee entlangziehen (Textfig. *B, b*).

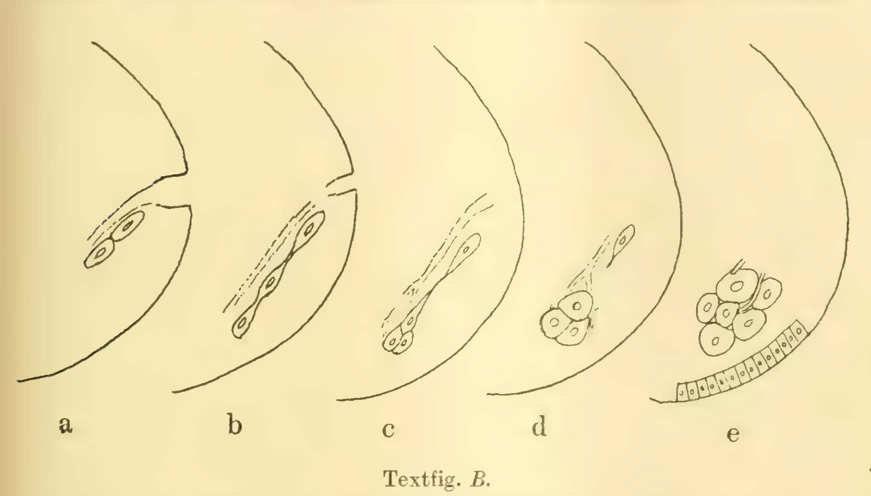
Die Zellteilungen sind ebenso wie in den embryonalen Önocytenketten amitotisch. Es gelingt nur sehr selten, eine Durchschnürung zu Gesicht zu bekommen, da es sich in der Tat auch nur um sehr wenige Teilungen handelt. Selten nämlich übersteigt die Anzahl der Zellen in einer Gruppe die Zahl 10. Nach Verson kommt bei *Bombyx mori* eine extraovale Vermehrung nicht mehr vor. Pérez sagt von *Formica rufa*: »Je n'ai point observé de multiplication des oenocytes au cours de la vie larvaire.« Bei *Simulia* fand Vaney, daß die Zahl der Önocyten «est plus considérable à la fin de la pupation que chez la larve».

Die wenigsten Autoren gehen auf die Art der Teilungsvorgänge überhaupt ein. CARNOY z. B. bespricht in seiner Arbeit über die Zellteilungen bei Arthropoden die Teilungsvorgänge des Fettgewebes. In diesem unterscheidet er von den eigentlichen Fettzellen noch eingesprengte gelbe Zellen, in denen er zuweilen Kristalle sieht. Diese Zellen vermehren sich nach CARNOY durch eine einfache Durchführung, wobei eine Zwischenplatte auftritt. Als Beispiel für einen solchen direkten Teilungsvorgang bildet er von *Morimus lugubris* eine Zellreihe ab.

Auch die von mir bei *Ephestia* beobachteten Teilungen führen die Bildung von zusammenhängenden einreihigen Zellbändern herbei. Es zieht alsdann in jedem Segment jederseits ventral an der Segmenttrachee entlang, also von der Höhe des Stigmas nach der Ventralseite zu und nach der medianen verlaufend, ein Zellband von vier bis sechs Zellen. Niemals wurde in einem Segment mehr als ein Band erblickt, stets waren diese Bänder einfach einreihig. Die Zellbänder sind sehr häufig der Trachee dicht angelagert, bisweilen auch ein klein wenig von ihr entfernt, aber stets parallell. Je mehr die Zellketten sich nun ausziehen, desto länger werden die Plasmaverbindungen zwischen den Zellen. Daraus resultieren dann plasmatische Brückenverbindungen in Form von langen dünnen Strängen (Fig. 7). Diese können auch schließlich reißen; man erkennt aber auch dann noch die Fortsätze der beiden verbunden gewesenen Zellen. An der ventralen Stelle jedoch, an der die Zellen früher im Embryo ihren Ursprung nahmen, welche auch in der Verlängerung der Zellbänder vom Stigma aus liegt, wird die Einreihigkeit der Bänder aufgegeben (Textfig. *B, c*). Es ist als wenn hier doch das wirksamste Centrum für die Önocyten läge, sei es für ihre eigne Ernährung oder für ihre Funktion. Es ist auch hier, wo viele Tracheenausläufer enden, welche ja so wichtig für die Önocyten sind. Jedenfalls ist es Tatsache, daß hier ziemlich dicht an der Hypodermis die Önocyten eine Vermehrung nach verschiedenen Dimensionen haben, so daß unregelmäßige, gehäufte Gruppen entstehen. Diese stehen durch eine lange Plasmabrücke ebenfalls in Verbindung mit den Zellbändern. Diese ventrale Gruppe (Fig. 8) wird nur sehr selten bei der jungen Raupe gesehen, welche vielmehr die Zellbänder aufweist, dagegen werden diese letzteren bei älteren Larven immer kürzer, und es ist fast, als wenn dieselben allmählich die ventrale Gruppe durch ein dorthin gerichtetes Nachrücken verstärken. Sie werden nämlich in stetig sich vergrößernder Entfernung vom Stigma angetroffen, während ein Zugrundegehen durch histolytische Vorgänge nicht zu konstatieren ist. Bei sehr alten Larven und Puppen werden

überhaupt keine Zellbänder, sondern nur ventrale Zelltrauben angetroffen (Textfig. *B*, *e*). Solche Zelltrauben wurden meist als typische Lage dieser Önocytenart angesehen. Sie umfassen bei *Ephestia* anfangs drei bis vier, später sechs bis acht, selten auch zehn Individuen (Textfig. *B*).

Bei *Bombyx mori* liegen die Verhältnisse wohl überhaupt anders, als bei *Ephestia*, besonders da dort die Zellen in so bedeutend größerer Zahl auftreten. VERSON beschreibt für die Seidenraupe die Gruppe seiner »hypostigmatischen Zellen« als einen an einer Trachee aufgehängten Zellhaufen, dessen einzelne Elemente wie Beeren an Tracheenästchen hängen, so daß das Ganze das Bild einer Weintraube bietet. Von einer bandförmigen Anordnung beobachtete er bei seinem



Textfig. *B*.

Schema der Lageveränderung der Önocyten in der Larve. Die anfangs vorhandenen Zellketten ziehen sich ventralwärts an der Trachee entlang und werden an deren letzten Ausläufern zu einer Zelltraube. In *e* sieht man ventral von der Zelltraube bereits die zweite Önocytengeneration an der Hypodermis.

Objekte nichts. Bei der Honigbiene sind nach KOSCHEVNIKOV die hypostigmatischen Zellen »zuweilen ganz am Anfang der Tracheen gelegen, d. h. neben den Stigmen, aber das bildet nicht die Regel, und wir finden diese Zellen auch in der Tiefe der Körperhöhle«.

Das Hin- und Herziehen der Önocyten bei *Ephestia* vom Embryo an bis zur alten Larve ist besonders merkwürdig, da dadurch am Ende etwa der ursprüngliche Entstehungsort der Zellen wieder eingenommen wird. Erklärbar wird es vielleicht dadurch, daß die Zellen bei der gesteigerten Tätigkeit in der Larve gegenüber dem Embryo mehr Sauerstoff nötig haben. Da außerdem der Embryo sehr klein ist, so

werden die Zellen anfangs in der Tiefe der Körperhöhle leichter Sauerstoff erhalten, als das dann bei der ausgedehnteren Larve möglich sein würde, zu welchem Ende sie daher bald vom Ursprungsort aus an die Oberfläche dem Stigma entgegen wachsen. Bei stärkerer Ausbildung der Tracheen folgen sie wieder ventralwärts deren wachsendem Verlaufe. Nicht selten trennen sich die ventralen Trauben von den Bändern völlig. Da sie obendrein mehr caudal gelegen sind und auf andern Schnitten angetroffen werden, so ist bei derartigen Objekten die Zusammengehörigkeit der Gruppe nicht ohne weiteres ersichtlich. Der Zusammenhang wird manchmal auch hier noch durch einen langen Plasmastrang repräsentiert, der zwischen Band und Traube ausgespannt ist. Die physiologischen Vorgänge der Zellen dokumentieren sich bei den Gruppen stets gleichzeitig und in gleicher Weise. Die traubenförmige Gruppe bleibt stets vereinigt an der Ventralseite etwas caudal von der Stigmenöffnung liegen.

Bei einigen andern Insekten zerstreuen sich diese Önocyten im Körperinnern. So schreibt Weissenberg, daß bei *Torymus nigricornis*, einem Vertreter der Chalcididen, die Önocyten der Larve regellos im Fettkörper eingelagert, auch »keineswegs auf das Abdomen beschränkt«, auftreten. Nach Berlese verteilen sich die Önocyten bei den Ameisen *Tapinoma erraticum* und *Pheidole pallidula* zum Beginn der Metamorphose im Fettkörper. Pérez findet bei *Formica rufa* die Verhältnisse ebenso.

Bei *Ephestia kuehniella* habe ich die Önocyten stets nur in metameren Gruppen, nie einzeln oder regellos verteilt gefunden. Ich konnte auf günstigen Frontalschnitten durch gerade gestreckte alte Larven, die sieben Önocytengruppen beider Seiten auf einem Schnitt antreffen. Über den späteren Verbleib der larvalen Önocyten werde ich weiter unten handeln.

VI. Sekretionsvorgänge bei den Önocyten der Larve und Puppe.

Ich muß hier einige Worte über die histologische Beschaffenheit der Önocyten einschalten, und zwar werde ich mich dabei an ein Stadium der morphologisch stark veränderlichen Zellen halten, welches ich als ein Ruhestadium ansehe und als den Ausgangspunkt für die Betrachtung der später darzustellenden funktionellen Veränderungen festhalten will. Der Zellkörper ist von ziemlich veränderlicher Gestalt, je nachdem er frei liegt oder eingezwängt zwischen seinesgleichen oder fremdem Gewebe. Das Plasma ist homogen und nimmt Farbstoffe nicht sehr begierig auf. Der normale, unveränderte Kern ist abgerundet,

sein Durchmesser beträgt durchschnittlich die Hälfte desjenigen der ganzen Zelle. Ich glaube nicht, daß der Kern eine eigentliche, für sich färbbare Membran besitzt. Dennoch scheint sich an seiner Außenseite eine etwas zähere Schicht zu bilden, die leicht durchbrochen und ebenso schnell wieder hergestellt wird. Man sieht nämlich, wenn der Kern prall abgerundet ist, die Chromatinkörnchen sich häufig einreihig an die Peripherie des Kernes anlegen. Über die Kernmembran sind bisher wenige Angaben gemacht. Deutlich erklärt z. B. SEMICHON: «La membrane nucléaire comme celle de l'œnocyte, est très nette.» Das Chromatin des Kernes ist verteilt in sehr feinen, außerordentlich regelmäßig angeordneten, gleichgroßen Körnchen. In sehr vielen Kernen läßt sich ein größerer Kernkörper wahrnehmen, bisweilen sogar zwei bis drei. Diese sind sehr groß im Vergleich zu den feinen Chromatinkörnchen und meist regelmäßig sphärisch, doch auch etwas länglich ovoid. Sie erscheinen auf Schnitten häufig als stark gefärbte Ringe, sind also Bläschen, oder sie zeigen sich aus konzentrisch geschichteten Schalen aufgebaut. Diese Körperchen sind stets stark mit Hämatoxylin, nie acidophil gefärbt. Auch specifische Färbungen, wie die nach BIONDI, ergaben keinen sicheren Anhalt über ihre eigentliche Natur. Ich schließe mich hier daher an K. C. SCHNEIDER an, welcher diese Körperchen als »chromatische Nucleolen« erwähnt. Er schreibt in seinem »Histologischen Praktikum«: »Sie zeigen gelegentlich dauernd eine basophile Rinde oder bestehen überhaupt zum Teil aus Nucleom, wodurch ihre Färbbarkeit einen unbestimmten Charakter erhält.« Einen solchen Nucleolus habe ich auch bei einigen Noctuidenraupen gesehen, z. B. bei *Leucania impura*, von der ich in Fig. 15 einen solchen Önocyten darstelle. Eine Veränderung an diesen Kernkörperchen habe ich nicht wahrgenommen, konnte sie jedoch bei ganz jungen Larven noch nicht konstatieren. Eigentümlich erscheint mir der Umstand, daß die großen Chromatintropfen, welche sich später bei dem histolytischen Zerfall der Önocyten bilden, diesem Kernkörperchen außerordentlich ähneln und auch zusammen mit ihm angetroffen werden (Fig. 17). Dieses würde ebenfalls auf die chromatische Natur des Kernkörperchens hinweisen.

Bei jungen, eben geschlüpften Larven zeigt der Önocyt, ebenso wie auch die andern Körperzellen, noch nicht sein definitives Aussehen. Es liegt dies, wie ich schon weiter oben bemerkte, wohl an den ungünstigen Ernährungsverhältnissen der jungen Raupe, die das Ei verlassen hat. Bei allen Zellen findet man einen chromatinarmen, blasigen Kern von meist sphärischer Gestalt vor. Zwei derartige Zellen

zeigt uns Fig. 2. Die Kerne sind durch ihre erheblichere Größe vor denen der andern Zellen ausgezeichnet. Die beiden Zellen liegen wenig ventral von der Stigmeneinstülpung und dicht beieinander. Die Umwandlung des Kernchromatingehaltes in die dicht und gleichmäßig verteilten feinen Körnchen geht bald vor sich. Auch dann ist der Kern noch kugelig. Jetzt treten allmählich in der Zellanordnung durch geringe Vermehrung die oben beschriebenen Ketten deutlicher hervor. Bei diesen jungen Stadien erscheint vielfach das Plasma nicht rein homogen, sondern flockig und schlierig. Sobald die Kerne ihren durch mangelhafte Ernährung der Tiere bedingten degenerativen Charakter abgelegt haben, und sich das endgültige Größenverhältnis zwischen Kern und Plasma eingestellt hat, welches auch bei dem starken Größenwachstum der Zelle nicht sehr gestört wird, erscheint auch das Plasma zunehmend klarer und homogener. Der Kern zeigt sich nun auch entsprechend den Achsenverhältnissen der ganzen Zelle geformt, meist also in der Längsrichtung der Zellkette gestreckt. Bald treten im Kern die bereits im embryonalen Önocyten gesehenen Secrettröpfchen, welche auch hier wieder kugelige bis ovoide Formen haben, auf (Fig. 5). Ihre Anzahl ist noch keine sehr große, so daß eins vom andern deutlich geschieden liegt. Sicherlich handelt es sich auch hier um ein Secret, das vermutlich von zähflüssiger Konsistenz in der Kernsubstanz in Form von Vacuolen gehalten wird. Die Einschlüsse sind stark lichtbrechend und lassen sich in keiner Weise färben. Bei sehr vielen fixierten Präparaten sind sie ausgelaugt, und es treten nur die sie einschließenden Hohlräume hervor.

Auch Verson beschreibt diese Tröpfchen. Er nennt sie »piccoli vacuoli«, welche bald flüssig und homogen, bald ein einzelnes carmingefärbtes Körnchen enthaltend auftreten. Dieses Körnchen mache den Eindruck, als habe es die Fähigkeit, um sich herum eine Flüssigkeit zu sammeln. Verson zeichnet daher auch Zellen, in deren Kerne sich eine Anzahl von Kreisen mit je einem centralen Punkt befinden (siehe seine Fig. 11—19). Ein derartiges centrales Körnchen habe ich nirgends sehen können. Ich glaube vielmehr, daß Verson nur Bilder vor sich gehabt hat, in denen bei dem Durcheinander von gedrängten Chromatinkörnchen und Secrettröpfchen häufig die ersteren als Einschlüsse in letzteren angesehen werden können. Bei Cynipiden scheint Rössig ebenfalls tropfenartige Kerneinschlüsse vor sich gehabt zu haben. Seine Fig. 31—33 zeigen Kerne, welche in einem homogenen Plasma gelegen sind und selbst in faserigem und zerzaustem Chromatin »eine Anzahl heller Räume« umschließen. Verson spricht die Tröpfchen ebenfalls

für Secret an, während Rössig sich über ihre Bedeutung nicht näher äußert.

Die Tröpfchen bei *Ephestia* werden in wenig älteren Stadien an der Außenfläche des Kernes angetroffen, während der Kern selbst wieder seine gleichmäßig dicht gedrängten Chromatinkörnchen trägt. Meistens geht der Austritt der Tröpfchen ziemlich gleichzeitig und plötzlich vor sich, so daß man annehmen darf, der Kern ziehe sich momentan zusammen und stoße das Secret dadurch aus (Fig. 6). Wielowiejski schreibt von *Cantharis*, die Önocyten trügen »in der nächsten Umgebung des Kernes sehr oft eine große Anzahl runde, helle, sich gegen die Peripherie immer verkleinernde Tropfen, die unter Einwirkung der Säuren oder des Alkohols bald schwinden«. Wir können diese Beobachtungen mit den Versonschen und den meinigen leicht in Einklang bringen.

Lagen die beschriebenen Tröpfchen anfangs dicht am Kern, so treffen wir sie in älteren Stadien regellos im Plasma verteilt. Zuletzt sind nur noch wenige an der Zellperipherie sichtbar, bis auch diese letzten verschwunden sind. Das Secret hat also seinen Weg vom Kern durch das Plasma in die Körperhöhle genommen. Das Plasma ist wieder klar und homogen und der Kern von normalem Aussehen.

Dieses Ruhestadium ist jedoch nur von kurzer Dauer. Im Kern treten wieder Tröpfchen auf, dieses Mal schon reichlicher und gedrängter als vorher (Fig. 8). Der Kern erhält dadurch ein pralles Aussehen. Wenn nunmehr das Secret ausgestoßen ist, sieht der Kern gegen früher deutlich zusammengezogen aus (Fig. 9). Seine Wand hat Einbuchtungen erfahren, zwischen denen kurze, warzenförmige Zipfel ins Plasma vorspringen. Nun werden die Secretemissionen immer stürmischer, indem die Flüssigkeitsansammlungen mächtiger, die Kernkontraktionen heftiger vor sich gehen. So zeigt uns Fig. 10 eine Zelle, deren Kern mit Secret sehr reichlich gefüllt ist. Man sieht, daß die Tröpfchen sich vielfach berühren und zusammenfließen. Das Chromatin ist dadurch sehr stark zerstreut. Beim Zusammenziehen des Kernes sind die Vorsprünge ins Plasma schon längere radiäre Zipfel geworden. Jetzt läßt sich auch in der Färbung des plasmatischen Zellteils ein eigentümliches Verhalten konstatieren. Während derselbe zum Beginn des Austrittes der Tröpfchen aus dem Kern lebhaft basophil reagiert, tritt zum Ende der Emissionsphase eine deutliche Affinität zur Pikrinsäure hervor. Es ist also wohl noch ein andres diffuses Secret vorhanden, welches färbbar ist und sich im Reifezustand acidophil verhält. Ein färbbares Secret scheint bei andern Insekten viel lebhafter hervorzutreten. Verson konstatierte bei *Bombyx mori* ein intensiv färbbares

Secret. Auch KARAWAIEW wird ähnliche Erscheinungen vor sich gehabt haben. Er unterscheidet ein dunkel gefärbtes Endoplasma und ein helleres Ectoplasma und bildet es so auch auf Fig. 68 ab.

Bei älteren Zellen von *Ephestia* sind im Kern keine einzelnen gesonderten Tröpfchen mehr unterscheidbar. Durch heftigen Secretandrang erscheinen vielmehr die Tröpfchen ineinander geflossen, und der ganze Kern aufgebläht, sehr licht und mit wirr verteilten Chromatinkörnchen durchsetzt. Wenn nunmehr die Secretemission erfolgt, wird nicht selten das ganze Kerngefüge zersprengt, so daß wir Bilder erhalten, wie sie Fig. 11 darstellt. Im Plasma tritt das Secret dann wieder vorwiegend in gesonderten Vacuolen auf. Stadien, bei welchen eine solche Ausfransung des Kernes auftritt, wurden auch von früheren Autoren gesehen. So zeigen die Fig. 37 und 39 von RÖSSIG kontrahierte Kerne mit Ausläufern ins Plasma, welche nach meiner Deutung Secret ausgestoßen haben. Auch die Fig. 4 von WEISSENBERG erweckt mir den Eindruck, als stelle sie eine Zelle nach der Secretionskrise dar. Bei alten Larven sind die Secretionsvorgänge besonders stürmisch. Jetzt verästelt sich beim Zusammenziehen der Kern zu außerordentlich bizarren Gestalten (Fig. 13). Man sieht Bänder und Stränge von höchst zickzackförmigem, auch netzförmigem Verlauf durch das Plasma ziehen, so daß ein größeres Centralkernlumen häufig garnicht mehr erkennbar ist. Solche Verästelungen wurden auch von andern Zellkernen, so besonders von Speicheldrüsen, ferner schon durch VERSON für unsre Zellen dargestellt. Auch bei Häutungsdrüsen werden solche Kernbildungen gesehen. Bei noch älteren Önocyten kommt es vor, daß sich im Kern schon wieder reichlich Secret sammelt, während im Plasma noch Tröpfchen zurückgeblieben sind. Wenn der Kern das Secret eben an das Plasma abgegeben hat, erscheint dieses dicht durchsetzt mit kugeligen Einschlüssen.

Diese alten Zellen, mit Secrettröpfchen gefüllt, sind es besonders, welche so häufig für mit Excretstoffen vollgespeicherte Zellen angesprochen wurden. (Fig. 12). Derartige Excretzellen hat besonders BERLESE verschiedentlich beschrieben. — Es scheint mir übrigens, als wenn hier in der Literatur zwischen Önocyten und Uratzellen nicht klar getrennt worden wäre, wie das BERLESE selbst tut. — Auch KOSCHEVNIKOV ist bezüglich der Önocyten von *Apis mellifera* zu derselben Ansicht gekommen. So sieht er sich mehr und mehr eine »pigmentierte feste Substanz« ansammeln. Sie tritt auf in Form von gelben Körnchen. Je älter das Tier, desto reichlicher ist die Körnchenanhäufung. Die Körnchen sieht er für Ausscheidungsprodukte an. Er schreibt:

»Jedenfalls haben wir hier in Form der Önocyten Excretionsorgane ohne Ausführgänge.« Später jedoch fand er sehr alte Königinnen, deren Zellen von Körnchen ganz befreit waren. Da nun die von mir gesehenen unfärbbaren, stark lichtbrechenden Körperchen Kristallen sehr ähnlich sehen, so möchte ich vermuten, daß in vielen Fällen andrer Autoren die Uratkristalle ebenfalls als Secreteinschlüsse, die ja verschiedene Konsistenz haben können, zu deuten gewesen seien. Ich wenigstens habe in meinen Präparaten, die in möglichst kontinuierlichen Altersstadien einander folgten, immer gesehen, daß die mit Einschlüssen gefüllten Zellen durch leere, diese wieder durch solche, deren Kern secrethaltig war, abgelöst wurden. Ich habe auch hier noch keine Zellen zugrunde gehen sehen, oder was bei der geringen Zahl derselben aufgefallen wäre, welche vermißt, kann also auch nicht glauben, daß das Anfüllen mit Uraten etwa bei alternden funktionsmüden Zellen eintrete. Bei *Ephestia* finde ich, daß die Zellen noch lange auch bei der Puppe funktionieren. SEMICHON sah bei seinem Objekte ebenfalls Vacuolen in den Önocyten, erklärt sie aber für Kunstprodukte der Konservierung.

Bei alten Larven kann man schließlich bei der Anfüllung des Kernes konstatieren, daß er sich vorher garnicht erst wieder zu einem einheitlichen Körper gesammelt hat. Es bleiben vielmehr die Ausläufer und Äste bestehen, und eine Stelle des verzweigten Kernspaltes, es ist ungefähr die Vereinigungsstelle der Hauptäste, erweitert sich und füllt sich mit Secret. Jetzt vermißt man das Chromatin meist außerordentlich, da es ja in den Dendriten verteilt bleibt. An der erweiterten Stelle liegt meist eine, um mich des Ausdruckes zu bedienen, »wandständige« Körnchenreihe und wenige in dem Kernlumen zersprengte und vereinzelt zusammengeballte Körnchen (Fig. 13). Im Plasma zeigen sich später sehr viele isolierte Tröpfchen, die aber schon teilweise die Neigung verraten, zu kleinen, kurzen Kanälchen zusammenzufließen. Die Zellen haben nunmehr eine außerordentliche Größe erlangt. Man findet sie in einer Größe von 180—200 μ vor.

Diese Stadien, kurz vor der Einspinnung zur Puppenruhe, sind es, bei denen die zweite Zellart, von der später die Rede sein wird, zur Entfaltung kommt.

Während und nach der Puppenhäutung gehen die Secretionsveränderungen ihren Gang weiter. Während jedoch anfangs diese Vorgänge dasselbe Aussehen wie bei der freien Larve haben, zeigen sie bei der fertigen Puppe einige Modifikationen. Solange das Plasma anfänglich noch mit Secrettröpfchen gefüllt ist, bleibt der Kern noch

spaltförmig kontrahiert und dendritisch ausgezogen. Jetzt beginnt die Zelle, besonders der Kern, wieder sich zu restaurieren. Das Ruhestadium zeigt den Kern wieder als einheitliches Lumen ohne lange Äste, das Secret tritt nicht mehr in Tröpfchen auf, sondern erfüllt den Kern einheitlich, dessen Chromatinkörnchen auseinander drängend. Die Konturen des Kernes sind nur von leichten Wellenlinien gebildet. Beim Secreterguß tritt ein sehr eigentümliches Verhalten auf. Ich glaube, daß das Secret jetzt sehr viel flüssiger ist als vorher, während das Plasma vielleicht ebenfalls an Dichtigkeit verloren hat. Sicherlich müssen in dem Verhältnis der Konsistenz des Secretes zu der des Plasmas Änderungen eingetreten sein, da jetzt das Secret aus dem Kern nicht mehr in Tropfen, sondern in Bächen austritt (Fig. 16). Aus derartigen Änderungen ist es auch nicht unverständlich, daß sich in diesen Stadien zwischen Kern und Plasma eine Spalte bildet, die im Präparat als lichte Zone hervortritt. Es ist nicht sicher, ob es sich in dieser Spalte um eine Schrumpfungserscheinung handelt, oder ob der Secretdruck diese Wirkung ausüben kann. Da diese helle Zone so deutlich nur hier hervortritt, wird sie sicherlich, wenn auch ein Kunstprodukt, so doch durch besondere Dispositionen der Zellen ermöglicht. VERSON sah diese Zone ebenfalls, nur breiter und bei einer größeren Anzahl von Stadien. Bei ihm ist dieselbe von einer dichten radiären Streifung durchzogen, die er auch bei den Häutungsdrüsen beobachtete. Bei *Ephestia* war es mir nicht möglich, diese Streifung zu konstatieren. Bei einem Önocyten von *Leucania impura* sah ich, daß sich innerhalb des Kernes Linomfädchen an der Kernperipherie radiär anspinnen, was wohl auf Schrumpfungserscheinungen hinweist. Wenngleich diese Erscheinung eine andre ist, als die von VERSON beobachtete, und auch ein andres Bild erzeugt, kann sie doch im Prinzip auf derselben Ursache beruhen, indem hier innerhalb des Kernes, dort außerhalb desselben gewisse Gerüstteile in Form von Fädchen ausgezogen werden (Fig. 15). Deutlicher scheint folgendes auf die Natur dieses Saumes hinzuweisen. Nach WIELOWIEJSKI hat bei *Cantharis* die dem Kerne am nächsten gelegene Plasmaschicht die Eigentümlichkeit, »daß sie beim Absterben gewöhnlich sich von der Kernmembran zurückzieht, dabei jedoch feine, an dieselbe angeheftete Fädchen ausspinnt, so dass dadurch ein charakteristischer, den Zellforscher leicht irreführender heller, von radiären Strahlen durchsetzter Raum um den Kern entsteht, der aber nur einen künstlich entstandenen Kontraktionsraum des Plasmas darstellt«. Die oben erwähnten Secretbäche nehmen vorwiegend radiär verlaufende Bahnen (Fig. 16). Diese teilen sich

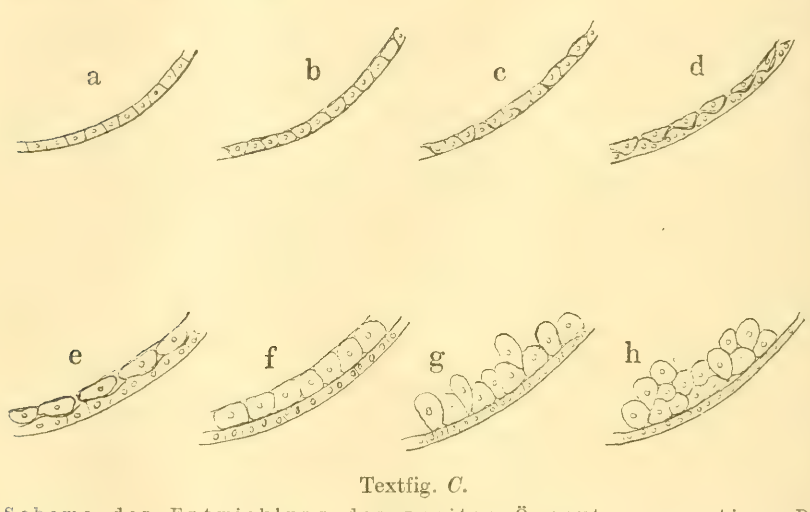
mehrfach und erscheinen untereinander anastomosierend, so daß sie deltaartig den Zellleib verlassen. Auch diese Bahnen könnte man wohl als Kunstprodukte, als durch Berstung entstanden, ansehen. Eine Schnittrekonstruktion jedoch zeigt leicht, daß es sich in der Tat nicht um flächenhafte Risse, sondern um englumige Kanäle handelt. Zudem habe ich auch diese Kanäle nur in diesem Alter, aber bei mehreren Präparaten gesehen. Ich sage nicht, daß es sich um vorgebildete Kanäle handele, sondern daß das Secret in Bächen das Plasma durchströmt, und nach seiner Auslaugung durch chemische Eingriffe dann in dem fixierten Präparat diese Bahnen als lichte Kanäle zurückbleiben.

Nach diesem letzten Secreterguß degenerieren die Zellen sehr schnell. Sie nehmen an Größe ab. Das Plasma wird flockig und färbt sich nicht mehr klar. Der Kerninhalt beginnt zu verklumpen. Während das Plasma mehr und mehr schwindet, formen sich aus dem Chromatin dicke, intensiv gefärbte Tropfen (Fig. 17). Auf die Ähnlichkeit dieser Chromatintropfen mit dem Kernkörperchen habe ich schon oben hingewiesen. Es hat den Anschein, als hätten sie eine dunklere Außenschale, eine Beobachtung, die wohl auf Lichtbrechungserscheinungen beruhen wird. Nach allem also tritt eine typische Chromatolyse ein. Dieser Zerfall geht so schnell vor sich, daß schon bei sehr alten Puppen diese Generation der Drüsenzellen vergeblich gesucht wird. Bei *Apis mellifera* unterliegen nach KOSCHEVNIKOV die »Larvalönocyten« im Puppenstadium dem Zerfall, aber man kann sie noch im Anfange des Imaginalstadiums auffinden. Bei *Lasius flavus* verschwinden sie während der Metamorphose nach KARAWAIEW durch eine »typische Chromatolyse«.

VII. Die Önocyten der zweiten Generation.

Ich habe weiter oben [S. 153] auf das Auftreten einer zweiten Art von Zellen aufmerksam gemacht. Auch diese Zellen entstehen aus dem Ectoderm. Sie legen sich in dem zweiten bis fünften Abdominalsegment in metameren Zellgürteln an, welche sich an der Ventralseite zu beiden Seiten der Medianlinie in den sich dort ausbuchtenden Segmentnischen ausbreiten. Man sieht bei Larven, welche etwa einen Tag vor der Puppenhäutung stehen, wie an den bezeichneten Stellen eine reichliche Anzahl Hypodermiszellen in einem Umfange von 30 bis 40 Elementen etwas heranwachsen. Da auch gleichzeitig eine Vermehrung der Elemente vor sich gegangen ist, beginnt sich ein großer Teil der Zellen in den fraglichen Bezirken von der Cuticula hinweg-

zuschieben. Die Zellindividuen, anfangs noch mit einer kleinen Fläche an der Cuticula ansitzend, lösen sich durch Weiterwachsen los und liegen dann als napf- oder kahnförmige Gebilde auf der sich unter ihnen zusammenschließenden Hypodermis auf, jede in eine kleine Vertiefung eingelassen. Häufig zeigt ein Schnitt ganz regelmäßig abwechselnd die sich herausschälenden Drüsenzellen und die zurückbleibenden Hypodermiszellen (Fig. 18 u. 19). Die Hypodermis breitet sich bald wieder glatt aus, und die zweite Zellschicht schließt sich durch ferneres Wachstum ihrer Teile zu einem festen Zellgürtel zusammen (Textfig. *C*, *a*—*f*).



Textfig. *C*.

Schema der Entwicklung der zweiten Önocytengeneration. Die Zellen lösen sich aus der Hypodermis heraus und liegen dann auf dieser als einheitliche Zellschicht (*e* und *f*). Dann vermehren sie sich zu einem Zellhaufen (*g* und h).

Ähnliche Verhältnisse muß auch KARAWAIEW bei seinen Subhypodermalzellen von *Lasius flavus* vor sich gehabt haben. Er schreibt: »Wir sehen hier an der Innenfläche wieder mehrere Zellen, welche auf dem Schnitt sichelförmig erscheinen; mit ihrer konvexen Seite scheinen sie in das Hypoderm wie eingedrückt, und infolgedessen ist unter ihnen die Hypodermisschicht entsprechend verjüngt.« Seiner Ansicht nach handelt es sich in diesen Subhypodermalzellen um aus dem Körperinneren an die Hypodermis wandernde Mesodermzellen. Er sagt, daß anfangs indifferente Mesodermzellen allmählich platt werden, sich an die Hypodermis anlegen und »sich in die Subhypodermalzellen umwandeln«. Dennoch zeichnet er auf seiner Fig. 2 die Basalmembran über die Subhypodermalzellen hinweglaufend, auf den

andern Figuren allerdings nicht. Er glaubt, daß sich die Subhypodermalzellen auf Kosten der Hypodermiszellen entwickeln, faßt dies aber nur auf als durch Ernährung bedingt, nicht als Abstammung. So sagt er: »Vielleicht kann die Ernährungsart auf Kosten der Hypodermiszellen als eine Art Osmose der Nährstoffe erklärt werden. Der Zweck eines solchen Vorganges bleibt uns aber doch unklar.« Auch KOSCHEVNIKOV sieht die »Imaginalönocyten« an die Hypodermis angeklebt, verwirft aber die Ansicht von KARAWAIEW über ihre Herkunft. Er ist vielmehr überzeugt, daß dieselben »umgekehrt vom Hypoderm aus in die Leibeshöhle einwandern« und die imaginalen Önocyten darstellen.

Die Beobachtungen von KARAWAIEW über das vermeintliche Anlegen der Subhypodermalzellen an die Hypodermis sind wohl vielleicht nicht ohne Anhalt gewesen. Auch bei *Ephestia* sehe ich, und zwar gerade bei alten Larven, kurz ehe die zweite Generation der Önocyten hervortritt, wie sich an die Hypodermis häufig reihen- und gruppenweise Blutkörperchen dicht anlegen, die also in der Tat den indifferenten Mesodermzellen KARAWAIEWS entsprechen. Diese angelagerten Zellgruppen werden aber nicht in metameren Gruppen gefunden und finden sich auch noch vor, wenn die zweite Önocytengeneration angefangen hat, sich aus der Hypodermis zu differenzieren. Zudem ist ja stets in Gestalt der Basalmembran eine deutliche Scheidewand zwischen den hypodermalen und den Leibeshöhlenzellen zu sehen.

Bei *Ephestia* ist noch lange Zeit jede Önocytenplatte von der Basalmembran überdeckt. Die Einzelplatte ist in ihrer rostro-caudalen Ausdehnung weit schmaler als in ihrer quergerichteten.

Diese zweite Zellart wurde schon von verschiedenen Autoren als die imaginale Generation der Önocyten beschrieben. VERSON nannte sie bei *Bombyx mori* epigastrische Drüsenzellen. Sehr eingehend stellt WEISSENBERG die Anlage dieser Imaginalönocyten als Imaginalscheiben bei *Torymus nigricornis* dar. Bei Cynipiden konnte das Auftreten dieser zweiten Zellart durch RÖSSIG konstatiert werden. Hier bilden sich zuerst aus der Hypodermis, ehe die Larve zur Puppe geworden ist, imaginale Fettkörperzellen und bald in derselben Weise bei Beginn des Puppenstadiums die Imaginalönocyten. SCHAEFFER sieht aus seinen Blutbildungsherden sich Zellen ablösen von verschiedener Größe, kleinere, welche Blutkörperchen liefern, während er die Bedeutung der größeren nicht so genau definieren kann. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in diesen Hypodermiswucherungen von *Musca vomitoria* imaginale Önocyten zu sehen sind. Nach WIELOWIEJSKI finden sich

die »kleinen Önocyten« flächenhaft an der Hypodermis ausgebreitet. Während wir hier eine ganze Reihe von Arbeiten vor uns haben, welche die »Imaginalönocyten« unabhängig von den Önocyten der ersten Generation entstehen lassen, treffen wir in den Befunden von PÉREZ und POYARKOFF auf ein durchaus abweichendes Verhalten. PÉREZ berichtet von *Formica rufa* und fast ebenso POYARKOFF von *Galeruca*, daß die Imaginalönocyten durch eine Art Knospung aus den larvalen hervorgehen. Diese knospenden Zellen entstehen, indem sich vom Kern des larvalen Önocyten ein kleines Stück lostrennt, abrundet und mit einem Plasmabezirk umgibt, der sich aus dem Mutterönocyten herausschnürt. Solche Knospen entstehen nach und nach aus einem Önocyten in großer Zahl, teils peripher, teils central. Später zerstreuen sich diese Zellen in der Körperhöhle. Daneben sieht POYARKOFF einige wenige sich aus der Tracheenmatrix entwickeln. PÉREZ hat eine andre Art der Entstehung als die oben erwähnte nicht gesehen und geht sogar so weit, die andre von KOSCHEVNIKOV vertretene Ansicht als irrig zu bezeichnen. Er schreibt: «J'ai d'ailleurs observé tous les stades du bourgeonnement, et suis en mesure d'infirmer, du moins pour ce qui concerne les Fourmis, l'opinion de KOSCHEVNIKOV (origine hypodermique des oenocytes nymphaux).» Wiewohl POYARKOFF nichts Näheres über die Bildung der zweiten Önocytengeneration an den Tracheen schreibt, scheint hier doch ein Übergang zu der meist beschriebenen Art der Önocytenentstehung an der Hypodermis vorzuliegen. Jedenfalls würde ein solcher Fall in die Nähe der Befunde von SCHAEFFER zu stellen sein. Sonst scheinen sich für die von PÉREZ und POYARKOFF dargestellten Verhältnisse keine Analoga zu finden.

Bei *Ephestia* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei den oben erwähnten andern Insekten. Nur scheinen die Zellen hier in besonders großer Zahl aufzutreten. Vor allem können wir hier sehr gut eine Übereinstimmung im Auftreten der ersten und zweiten Generation konstatieren. Der Unterschied liegt nur in der Zahl der Zellen. Ein Vergleich der Textfiguren *A* und *C* überzeugt leicht von der Richtigkeit dieser Beziehung zwischen den beiden Zellarten. Sahen wir die Önocyten der zweiten Generation anfangs noch als kleine linsenförmige Gebilde von der Größe der Leucocyten, so können wir nun von Stadium zu Stadium ein schnelleres Wachstum konstatieren. Die Zellen bleiben hierbei fest auf der Hypodermis stehen und sind nach der Körperhöhle zu von der Basalmembran überdeckt. Sie werden daher bei ihrem Wachstum sich bald gegenseitig abplatten, und so sehen wir in der Tat, daß die Zellgürtel sich aus würfelförmigen dicht an-

einanderschließenden Elementen zusammensetzen. Der Kern dieser Zellwürfel ist sphärisch und zeigt keine deutliche Membran, ist aber vom Plasma scharf abgesetzt. Sein Chromatingehalt erscheint in feinen Körnchen verteilt, welche jedoch nicht so regelmäßig gelagert sind, wie wir dieses aus den älteren Önocyten der ersten Generation kennen gelernt haben. In einigen Zellkernen lassen sich einige größere Körperchen von chromatischer Färbung unterscheiden. Das Plasma der Zellen ist homogen, ohne Vacuolen oder Einschlüsse.

Bei weiterem Wachstum der Önocyten strecken sie sich, die einen mehr, die andern weniger, zu keulenförmigen Gebilden, die aber auch jetzt noch unter der Basalmembran liegen. Hierbei können nach der Hypodermisseite zu, wo die Stiele der Keulen anhängen, intercelluläre Lücken entstehen. Wenn sich nunmehr die Zellen weiter vergrößern, wobei auch langsam eine amitotische Vermehrung einzusetzen beginnt, so schieben sich einige Elemente nach dem Körperlumen zu aus der einschichtigen Lage heraus, indem sie, zunächst noch innerhalb der Schicht befindlich, mit ihren Stielen die Basis verlassen. (Fig. 20). Hierbei zerreißt die Basalmembran. Dieser Vorgang ist also eine Wiederholung desjenigen, der die Bildung der ersten Zellschicht dieser Önocytengeneration aus der Hypodermis herbeiführte (Textfig. *C*, *g* u. *h*).

Die eben geschilderte Entstehung von neuen Zellschichten geschieht nicht durch eine Querteilung der epithelialen Zellen, parallel zur Oberfläche, sondern durch ein Herausschieben einzelner Zellen aus dem infolge von Wachstum und vielleicht auch von Längsteilung der Einzelelemente zu stark gedrängten epithelialen Zellverbande. Um einen Vergleich mit der Bildung des unteren Keimblattes im Embryo herzustellen, handelt es sich also nicht um eine Delamination, sondern um eine multipolare Gastrulation. Der Vorgang dieses Massenaustrittes von Zellen ist also prinzipiell genau derselbe wie die Absonderung der Initialzelle der ersten Generation aus dem Embryoectoderm.

Da nunmehr die Zellen nicht wie anfangs durch die Basalmembran zusammengehalten werden, kann jetzt das Herausschieben hier und da mehr regellos geschehen. Immerhin bleiben die Zellen, besonders durch die reichlicher und lebhafter werdende Vermehrung, im engen Verbande. Karawaiew sah bei *Lasius flavus* ebenfalls die Zellgruppen an Individuenzahl zunehmen. Er schreibt darüber: »Obschon ich keine Teilungsvorgänge beobachtet habe, so glaube ich doch, daß die Zellgruppen Abkömmlinge einzelner Subhypodermalzellen sind.« Die Vermehrung bei *Ephestia* führt zur Bildung eines Zellhaufens, der auf der Hypodermis mit breiter Basis aufsitzt und sich abrundend in die

Leibeshöhle hineinragt. Die einzelnen Zellindividuen platten sich fest gegeneinander ab und werden zu polygonalen Körpern. Bei der lebhaften Vermehrung entstehen vorübergehend Syncytien, so daß wir bei den Haufen an vielen Stellen Zellgrenzen völlig vermissen. Doch hat dieser Zustand nur jedesmal eine beschränkte Dauer, da sich in den älteren Stadien immer Zellgrenzen erkennen lassen. Diese Zellhaufen (Fig. 21) umfassen dann im Durchschnitt 150 Elemente, welche für sich eine Größe von je 30 μ selten überschreiten. Da die imaginalen, besser gesagt pupalen Zellen, sich an derselben Stelle anlegen, an welche die larvalen gewandert sind, so kommt es bisweilen vor, daß sich die großen und kleinen Zellen berühren (Fig. 14).

Unverändert bleiben die kleinen Zellen, deren Vermehrung allmählich ins Stocken geraten ist, bis zur alten Puppe in der beschriebenen Weise als Zellhaufen an der Hypodermis liegen. Die einzelnen Elemente sind durch die Vermehrung etwas kleiner geworden. Erst jetzt beginnen sich die Zellkomplexe von der Hypodermis zu lösen, bleiben aber in nächster Nähe liegen. Auch bei *Lasius flavus* trennen sich die Subhypodermalzellen später wieder von der Hypodermis. Bei *Ephestia* verteilen sich die Zellen nicht einzeln und unregelmäßig im Fettkörper, wie das vielfach von andern Insekten beschrieben worden ist, sondern sie bleiben immer in Platten, auf dem Schnitt als Ketten sichtbar, zusammen.

In diesem Stadium der zweiten Önocytengeneration lassen sich bei starker Vergrößerung und in bedeutend geringerem Maße als bei den epitrachealen Önocyten Secretionsvorgänge wahrnehmen. Der Kern umschließt hier und da, meist bei mehreren Zellen einer Gruppe ebenfalls Secretkügelchen von demselben Aussehen und Verhalten wie bei den ersten Önocyten (Fig. 22). Die Einschlüsse werden später im Plasma in der Umgebung des Kernes aufgefunden (Fig. 23 und 24). Auch hier ist jedenfalls von einer eigentlichen Kernmembran nicht die Rede, vielmehr ist der Kern gegen das Plasma, besonders vor einem Secreterguß, scharf abgesetzt, während er nach einem solchen etwas verschwommene Konturen zeigt. Es wird sich also vorübergehend aus Linomteilen eine festere Umhüllungsschicht bilden können, die aber keine dauernde Membran darstellt und besonders bei Secretemissionen leicht schwindet. Der Chromatingehalt ist bei Füllung mit Secret zersprengter als nach der Entleerung. Der Kern erleidet bei diesen Vorgängen an seiner Peripherie keine Ausbuchtungen, bildet vor allem niemals derartige Dendriten, wie bei den epitrachealen Önocyten, was wohl im Zusammenhang mit der geringen Intensität der

Secretemissionen stehen dürfte. Die Vorgänge scheinen auch nicht einmal alle Zellen zu ergreifen, am meisten wohl die peripher gelegenen der Gruppen.

Diese Secretionsvorgänge sind nicht nur wenig intensiv, sondern auch von kurzer Dauer. Fortschreitend werden die Zellen hierbei kleiner und unansehnlicher. Sie bewahren nicht mehr die saftige Konsistenz des Plasmas und zeigen den Kern als schmutzig gefärbten, etwas zerzaust aussehenden Fleck. So liegen sie im Fettkörper, in mäßiger Entfernung von der Körperwand, die Zellplatten vorwiegend parallel derselben. In dieser Weise bleiben die Zellen auch bei der Imago liegen und werden auch bei den älteren Schmetterlingen in dieser Weise angetroffen.

Von den Önocyten dieser pupalen und imaginalen Generation sind Secretionsvorgänge, die denen der epitrachealen Önocyten gleichen, bisher nur von VERSON in ähnlicher Weise bei *Bombyx mori* gesehen worden. Einen Austritt von Secrettröpfchen scheint er nicht vor sich gehabt zu haben, obwohl aus seinen Figuren in einigen Kernen solche gedeutet werden könnten. In seinen deutschen Referaten spricht er nur von »Secretausschwitzung«. Die Kerne werden bei ihm stets abgerundet gezeichnet. Obwohl andre Forscher die beiden Zellarten identifizieren, haben sie anscheinend doch eine gleiche secernierende Funktion bei beiden nicht geprüft, wie es denn bei vielen überhaupt fraglich bleibt, ob sie wirklich zwei Zellarten oder nur eine derselben vor sich gehabt haben. Eine Anzahl von Autoren äußert sich über die Funktion der Zellen nur vermutungsweise und liefert keine morphologischen Befunde dazu. RÖSSIG geht in seiner Arbeit leider auf die Funktion der Drüsenzellen nur in einigen Andeutungen ein. Auch hier scheint bei den imaginalen Zellen eine Secretion vorzuliegen, welche allerdings anders verlaufen dürfte. Es ist ein färbbares Secret, das nicht in Tröpfchen, sondern ganz fein verteilt in kleinen Körnchen auftritt. Die Arbeit von WEISSENBERG behandelt ebenfalls funktionelle Veränderungen der vorliegenden Zellen nicht näher. Hier werden aber von der zweiten Zellart auch Ausfransungen des Kernes gemeldet.

VIII. Vergleich der beiden Önocytenarten und Bemerkungen über ihre physiologische Bedeutung.

Ich komme jetzt dazu, die Bedeutung der beiden Zellarten zu beleuchten und miteinander zu vergleichen. Wir sahen oben, daß beide aus dem Ectoderm ihre Entstehung nehmen. Schon hier läßt

sich ein Unterschied konstatieren. Während die erste Zellart sich in Gestalt einer einzigen Zelle aus dem Ectoderm herausschält, finden wir die zweite in einer Flächenausdehnung von 30—40 Zellindividuen. Die Stelle und die Art der Anlage jedoch sind fast die nämlichen. In der Tat liegt wohl der wichtigste Unterschied der beiden Zellarten darin, daß die ersten von Anfang an den Tracheen anliegen und diese Lagebeziehung beibehalten, während die zweiten mit den Tracheen niemals irgendwelche innige Verbindung eingehen. Sobald die zuerst auftretenden Önocyten an die Tracheen herangetreten sind, verlassen sie dieselben nicht mehr und ziehen sich in Zellketten an der Hauptsegmenttrachee entlang. Auch wenn diese Zellreihen an ihrem ventralen Ende zur Bildung traubiger Gruppen übergehen, bleiben die Zellen immer noch mit den Tracheenverästelungen im Kontakt. Als weiterer Unterschied kommt noch hinzu, daß wir die ersten Zellen in sieben, die zweiten nur in vier Segmenten antreffen, ein Verhältnis, das aber durch das Umgekehrte der Individuenzahl mehr als reichlich ausgeglichen wird. Die larvalen übertreffen die pupalen um das Fünffache. Die ersteren zeichnen sich besonders aus durch ihre lebhaften morphologischen Veränderungen, welche auf eine starke secernierende Tätigkeit schließen lassen. Die kleinen Zellen machen außer ihrem Wachstum offenbar keine sehr erheblichen Änderungen durch.

Eine enge Beziehung beider Zellarten liegt in der sehr ähnlichen secretorischen Tätigkeit, bei der das Secret in Form von Tröpfchen im Kern erscheint, dann ins Plasma, von da nach außen tritt. Zeigt bei den Kontraktionen der larvale Drüsenzellkern eine bisweilen weitgehende Verästelung, ja Zersprengtheit seines Gefüges, so bewahren die Zellen der zweiten Generation bei sehr minimalen Secretemissionen konstant eine abgerundete Form des Kernes.

Ich glaube, oben klar dargelegt zu haben, daß die Önocyten secernierende Drüsenzellen sind, wie dies auch früher von verschiedenen Forschern, am prägnantesten von Verson, beschrieben worden ist. Auch Anglas vertritt diese Ansicht. Er nimmt an, daß die Önocyten Fermente abscheiden; dann schreibt er: «Aussi les considérons-nous comme des cellules glandulaires (nées de l'hypoderme), et jouant le rôle de glandes à sécrétion interne, mais de glandes dissociées. Peut-être servent-elles à la nutrition générale des tissus, ou même à la cytolyse des cellules larvaires destinées à disparaître. Autrement dit, on peut leur attribuer une part dans la lyocytose.»

Eine andre weit verbreitete Ansicht ist die, daß diese Zellen als excretorische Organe wirken. Ich glaube wohl, daß, wie ich schon

oben äußerte, die meist als Urate gedeuteten Zelleinschlüsse die Deutung als Secrettröpfchen durchaus mit größerem Rechte zulassen. Denn die Urate könnten nicht in den larvalen Zellen gebildet werden, vielmehr müssen diese doch, als Speichernieren fungierend, die Urate aufnehmen. Dem widersprechen aber meine und VERSONS Beobachtungen, daß die Einschlüsse im Kern zuerst erscheinen und dann durch das Plasma wandern. Diese Secretemissionen führen bei alten Larven dazu, daß das Plasma mit Einschlüssen dicht durchsetzt erscheint. Solche Fälle sind es, in denen dann von Zellen gesprochen wird, die BERLESE als »carichi di concrezioni uriche«, KOSCHEVNIKOV als erfüllt von Ausscheidungsprodukten bezeichnet. Ich muß hierzu besonders auf den Umstand hinweisen, daß ich stets nach den Stadien mit vollgefüllten Zellen wieder solche in Ruhephase angetroffen habe und dieses gerade während des Puppenstadiums, bei dem doch wohl allein eine Aufspeicherung von Stoffwechselausscheidungen zweckmäßig wäre und in der Tat auch besorgt wird, und zwar in ausgiebiger Weise vom Fettkörper. Sollten aber die Zellen von BERLESE und KOSCHEVNIKOV dieselben sein, wie ich sie hier dargestellt habe, so wäre nur noch die Möglichkeit übrig, daß sie ihre Funktion geändert hätten, entweder in der phylogenetischen Entwicklung, oder aber in der ontogenetischen, jeweils beim alternden Individuum. So sagt auch BERLESE, fraglich ob in dieser meiner Auffassung, daß er der Meinung sei, diese »Önocyten« seien Zellen, «i quali hanno compiuto la funzione loro e sono ormai carichi di prodotti di concrezione». NILS HOLMGREN sah die »Önocyten« in enger Beziehung mit den sekundären Excretionsorganen bei *Dasytes flavipes* und glaubt hier auf eine gleichartige Funktion beider Organe schließen zu können.

Ich bin sicher, daß wir es bei *Ephestia* nicht mit excretorischen, sondern mit secretorischen Zellen zu tun haben. Es entsteht nun die Frage, welche physiologische Bedeutung diesen Secretionsprozessen zuzuschreiben sei. Ich muß gestehen, daß ich hierüber gänzlich im Unklaren geblieben bin. Es ist in der Tat schwer, bei einem inneren Organ, das gar keine näheren Beziehungen mit andern bekannten, oder gar mit der Außenwelt hat, auf eine Funktion allein aus auf seinen histologischen Bau schließen zu müssen, besonders wenn dieses Organ, wie hier, nur durch eine Zelle repräsentiert wird. Wie vage sind, um nur ein Beispiel zu geben, die Vorstellungen, die man sich von der Funktion der Milz, also eines viel untersuchten Organes, das der Mensch selbst besitzt, lange Zeit, ja bis heute, gemacht hat.

Ich möchte wohl glauben, daß die Lage der Drüsenzellen an den

Tracheen für die Funktion eine Bedeutung hat. Hier könnte die Rolle dieser Lagebeziehung nun von zwei Seiten aufgefaßt werden. Es könnten die Drüsenzellen wichtig sein für die Tracheen. Da nun VERSON z. B. die Secretionen in genauer Übereinstimmung mit den Häutungen rhythmisch verlaufen läßt, ferner P. SCHULZE (nach mündlicher Mitteilung) die Secretionsergüsse vorwiegend in der Richtung nach den Tracheen zu verlaufend konstatieren konnte, so könnte man wohl auf den Gedanken kommen, das Secret unterstütze die Häutung der Tracheen. Da diese, besonders bei englumigen Luftröhren, nicht so ohne weiteres leicht von statten geht, könnte das Secret leicht als Schmiere, die Zellen also als Tracheenhäutungszellen wirken. Hierzu sage ich, daß bei *Ephestia* die Secretemissionen nicht in derartigen Rhythmen verlaufen, wie auch VERSON sie bei älteren Tieren nicht mehr so gleichmäßig beobachten konnte. Ferner ist auch bei *Ephestia* ein Secreterguß in der Richtung auf die Tracheen zu nicht als besonders bemerkenswert zu sehen.

Ich komme also zu der zweiten Auffassungsmöglichkeit. Die Drüsenzellen haben die Tracheen nötig, und zwar begünstigt die reichliche Sauerstoffversorgung ihre Funktionsfähigkeit. Schon frühere Autoren haben auf die Lage der Zellen an Tracheen hingewiesen. Ich halte diese Lage für eine höchst charakterisierende. Nun finden wir in der Tat, daß die Drüsenzellen während derjenigen Altersstufen ihre höchste Funktionsfähigkeit erreichen, während welcher sich die Hauptumbidungen des Tieres vollziehen. Die Heftigkeit der Emissionen in dem Larvenleben steigert sich bis zur Puppenhäutung stetig und gewinnt in der Puppenperiode noch einmal während des mittleren Alters einen Höhepunkt. Es dürfte wohl nicht ungereimt sein, diese Rhythmen und Krisen in Parallele zu setzen mit den während der Häutungen, besonders aber während der Ausbildung der pupalen, dann der imaginalen Organe, in verstärktem Maße vorsichgehenden Stoffwechselprozessen. Ich meine nicht die Häutungen oder die Umbildungen selbst, sondern setze die stärkere Inanspruchnahme der Drüsenzellen nur in Zusammenklang mit der jeweiligen Intensitätserhöhung der allgemeinen Lebensvorgänge während der Umbildungen, also am wahrscheinlichsten des Blutstoffwechsels. So halte ich es auch nicht für unwahrscheinlich, daß das Secret eben bei diesen Stoffwechselprozessen eine mitwirkende Rolle spielt.

Die Funktion der kleinen Zellen ist der der großen durchaus ähnlich, wenngleich sie erheblich herabgesetzt erscheint. Wesentlich ist, daß die zweiten, in der alten Larve auftretenden Önocyten nie in solch

inniger Lagebeziehung an Tracheen getroffen werden, wie die epitrachealen Önocyten. Die Secretion der zweiten Zellart vollzieht sich in der Puppe von etwas vorgeschrittenem Alter, jedenfalls aber zu einer Zeit, wo auch die Epitrachealönocyten noch einmal eine stärkere Tätigkeit entfalten. Es klingt dann die Secretionsfähigkeit der beiden Zellarten schnell ab. Die großen Drüsenzellen verschwinden gänzlich, und die postlarvalen kleinen werden unansehnlich und scheinen auch bei der Imago nicht mehr zu arbeiten.

Über die funktionelle Bedeutung der kleinen Drüsenzellen äußerten sich die meisten Autoren nicht speziell. Da sie dieselbe skrupellos für die zweite Generation der großen Zellen ansahen, so fühlten sie sich auch der Mühe enthoben, ihre Natur vergleichend mit der der andern zu erforschen.

Das Verhalten der Önocyten der zweiten Generation bei *Ephestia* ist nicht unverständlich. Es ist wohl möglich, daß eben bei vielen Lepidopteren die Funktionsfähigkeit dieser Drüsenzellen sehr herabgesetzt ist, wohl im Zusammenhang damit, daß hier die Imagines nur ein kurzes, an Stoffwechselprozessen nicht sehr reich bewegtes Leben führen. Besonders *Ephestia* dürfte in dieser Hinsicht einen ziemlich degenerierten Typus darstellen; auch *Bombyx mori* hat ein wenig ausgedehntes Imaginaldasein.

Wir erkennen also aus allem, daß die beiden Zellarten in ihrer Funktion augenscheinlich große Ähnlichkeit haben. Was wir als größere Unterschiede erkennen, läßt sich aus den biologischen Eigentümlichkeiten der Lepidopteren erklären. Abweichend ist allerdings das Auftreten der beiden Zellarten, nämlich dort eine Zelle, hier eine große Anzahl von Initialzellen. Wenn ich aber zu bedenken gebe, daß aus Sparsamkeitsgründen aus dem verhältnismäßig wenigzelligen Ectoderm des Embryos sich nur eine oder nur sehr wenige Zellen zu Drüsenzellen entwickeln, um dann ihre geringe Anzahl durch erhebliches Größenwachstum gutzumachen, und dem gegenüber in der sehr vielzelligen Hypodermis der alten Larve eine weit größere Zahl von heranwachsenden Drüsenzellen, die dann im Hinblick auf ihre große Zahl kleiner bleiben können, eine weit weniger empfindliche Lücke erzeugen, als das in dem Embryonalleben der Fall gewesen wäre, so glaube ich hier den Weg gewiesen zu haben, der zur Überbrückung der scheinbaren Kluft zwischen den beiden Zellarten in genetischer und morphologischer Beziehung führt.

Berlin, im Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

1. Anglas, Observations sur les métamorphoses internes de la Guèpe et de l'Abeille. Paris, Bull. Scient. France Belgique. T. XXXIV. p. 363—473. 8 Textf. 5 tab. 1901.
2. Antonio Berlese, Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Firenze, Rivista di Patologia vegetale. Parte I. Vol. VIII. p. 1—155. 6 tab. 42 Textfig. 1899.
3. — Parte II. Vol. IX. p. 177—344. 8 tab. 53 Textfig. 1902.
4. J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. Lierre & Gand. La Cellule. T. I. p. 189—440. I—VII. 8 tab. 1885.
5. Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschrift Ak. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.
6. — Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. S. 129—196. 3 Tab.
7. — Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Leipzig, Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 212—224. 1891.
8. Richard Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung, monographisch bearbeitet. Jena 1905.
9. Hirschler, Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes L. Leipzig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. S. 627—744. 5 Taf. 15 Textfig. 1909.
10. W. Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Leipzig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV. S. 385—478. 4 Taf. 15 Textfig. 1898.
11. A. Korotneff, Die Embryologie der Gryllotalpa. Leipzig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. S. 570—604. 3 Taf. 1885.
12. G. A. Koschevnikov, Über den Fettkörper und die Önocyten der Honigbiene (Apis mellifera L.). (Vorläufige Mitteilung.) Leipzig. Zool. Anz. Bd. XXIII. S. 337—353. 1900.
13. A. Kowalewsky, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Leipzig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. S. 542—594. 9 Taf. 1887.
14. Nils Holmgren, Über die Excretionsorgane des Apion flavipes und Dasypes niger. Anat. Anz. Bd. XXII. S. 225—239. 1902.
15. J. Pantel, Le Thrixion halidayanum Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule. Vol. XV. p. 5—290. 6 tab. 1898.
16. Ch. Pérez, Contributions à l'étude des métamorphoses. Paris, Bull. Scient. France Belgique. T. XXXVII. p. 195—427. 32 Textfig. 3 tab. 1903.
17. E. Poyarkoff, Recherches histologiques sur la métamorphose d'un coléoptère (La Galéruque de l'orme). Arch. d'Anat. microsc. Paris, T. XII. p. 333—474. 69 Textfig. 1910.

18. HEINRICH ROESSIG, Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Untersuchung der Drüsenorgane der Gallwespenlarven, zugleich ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklung derselben. Jena. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XX. S. 19 bis 90. 4 Taf. 1904.
19. CÄSAR SCHAEFFER, Beiträge zur Histologie der Insekten. Jena. Zool. Jahrb. Anat. Bd. III. S. 111—652. 2 Taf. 1889.
20. LOUIS SEMICHON, Recherches morphologiques sur quelques mellifères solitaires. Paris. Bull. scient. France et Belgique. T. XL. p. 281—439. 52 Textfig. 3 Taf. 1906.
21. WALTER STENDELL, Über Drüsenzellen bei Lepidopteren. Leipzig. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 582—585. 1911.
22. C. VANEY, Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Ann. Univ. Lyon. Nouv. ser. Sc. Méd. T. IX. p. 1—171. 4 tab. 1902.
23. E. VERSON, Zur Biologie der Zelle. Leipzig. Zool. Anz. Bd. XIII. S. 91 —92. 6 Textfig. 1890.
24. E. VERSON und E. BISSON, Cellule glandulari ipostigmatiche nel Bombyx mori. Padova. Publ. R. Staz. Bacolog. Vol. VI. p. 1—9. 2 tab. 1891.
25. E. VERSON, Postlarvale Neubildung von Zelldrüsen beim Seidenspinner. Leipzig. Zool. Anz. Bd. XV. S. 216—217. 1892.
26. — Altre Cellule glandulari di origine postlarvale. (Cellule glandulari epigastriche.) Padova. Publ. R. Staz. Bacolog. Vol. VII. p. 1—16. 1 tab. 1892.
27. — Beitrag zur Önocytenliteratur. Leipzig. Zool. Anz. Bd. XXIII. S. 657 —661. 1900.
28. — Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sogenannter innerer Secretion), welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen. Leipzig. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 295—301. 1911.
29. RICHARD WEISSENBERG, Über die Önocyten von Torymus nigricornis Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Jena. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII. S. 231—268. 1 Taf. 1906.
30. M. WHEELER, The embryologie of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Boston. Journ. Morphol. Vol. X. 1889.
31. — Concerning the blood tissue of the Insecta. Psyche. Vol. VI. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, außer Fig. 15, stellen Bilder von *Ephestia kuehniella* dar. Die Textfiguren sind als rein schematische nicht in bestimmten Vergrößerungen gehalten.

Tafel IX.

Fig. 1. Schnitt durch einen alten Embryo. Rechts eine Önocytenkette (*oek*), die noch im Ectoderm hängt. 355 : 1.

Fig. 2. Eine sehr junge Larve. Kurz unter dem Stigma (*st*), in der Nähe der Trachee liegen zwei Önocyten (*oe*). 520 : 1.

Fig. 3. Etwas älter. An der angeschnittenen Trachee (*tr*) liegt eine Önocytenkette (*oek*). 520 : 1.

Fig. 4. Etwas ältere Önocytenkette in stärkerer Vergrößerung. 570 : 1.

Fig. 5. In den Kernen der Önocyten sind Einschlüsse sichtbar. *nl*, Nucleolus. 570 : 1.

Fig. 6. Die Secrettröpfchen sind aus dem Kern ins Plasma getreten. 570 : 1.

Fig. 7. Eine Önocytenkette, deren Elemente sich auseinanderziehen. 355 : 1.

Fig. 8. Eine in Bildung begriffene ventrale Zelltraube. Die Kerne der Önocyten sind mit Secrettröpfchen gefüllt. *tr*, Trachee. 570 : 1.

Fig. 9. Zellen, deren Kerne das Secret in das Plasma ausgestoßen haben. Die Kerne sind kontrahiert und zeigen sich verästelt. *nl*, Nucleolus. 355 : 1.

Fig. 10. Die Kerne dieser Zellen sind sehr reichlich mit Secret erfüllt. 665 : 1.

Fig. 11. Der Kern hat Secret ausgestossen und zeigt sich in seinem ganzen Gefüge zersprengt. 665 : 1.

Fig. 12. Eine Zelle, deren Plasma sehr stark mit Secrettröpfchen durchsetzt ist. 665 : 1.

Fig. 13. Die Kerne sind secretgefüllt und dabei noch weit verästelt. 240 : 1.

Fig. 14. Hier liegt ein Önocyt der ersten Generation (*oe*1) dicht an der Önocytenschicht der zweiten Generation (*oe*2). *tr*, Trachee. 315 : 1.

Fig. 15. Ein Önocyt von *Leucania impura*. Die Zelle zeigt einen secreterfüllten Kern. In diesem hat sich das Linomgerüst in vielen radiären Fädchen an der Kernperipherie angesponnen. Er trägt einen chromatischen Nucleolus (*nl*). 355 : 1.

Fig. 16. Pupaler Önocyt, in dem das Secret in Bächen aus dem Kern getreten ist. 315 : 1.

Fig. 17. Önocyt in Chromatolyse. *chrtr*, Chromatintropfen; *nl*, Nucleolus. 520 : 1.

Fig. 18. Önocyten (*oe*) der zweiten Generation beginnen sich in einer alten Larve aus der Hypodermis zu differenzieren. 520 : 1.

Fig. 19. Ein etwas älteres Stadium. 520 : 1.

Fig. 20. Die Önocyten der zweiten Generation haben die Basalmembran durchbrochen und schieben sich teilweise nach der Körperhöhle hinein. 355 : 1.

Fig. 21. Ein Önocytenhaufen der zweiten Generation aus einer Puppe. 240 : 1.

Fig. 22. In dem Kern dieses Önocyten der zweiten Generation treten Secrettröpfchen auf. 665 : 1.

Fig. 23. Die Secrettröpfchen (*str*) sind zum Teil in das Plasma getreten. 665 : 1.

Fig. 24. Önocyten aus einer sehr alten Puppe mit großen Vacuolen im Plasma. 665 : 1.

69. 1864. A. WEISSMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. S. 187—336. 7 Taf.

70. 1891. H. E. ZIEGLER und O. VOM RATH, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 744—757.

71. 1891. H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 372—389.

Erklärung der Abbildungen.

(Nähere Erklärungen siehe im Text.)

Tafel I.

Fig. 1—11. *Deilephila euphorbiae.* Vergr. 500/1.

Epm, Epithelmutterzellen;
Stb, Stäbchensaum;
Nut. Z, Nutritorische Zone;
Sph, Sphärocyten;
Ca, Calycocyten;
Mit, Mitose (Aster);
J.Ca, jugendliche Calycocyte.

Fig. 12—14. *Hyponomeuta evonymella.* Vergr. 500/1.

Fig. 15—19. *Arge.* Vergr. 500/1.

Fig. 20—23. *Calliphora.* Vergr. 500/1.

Fig. 24—25. *Melasoma 20punct.* Vergr. 500/1.

Tafel II.

Fig. 26—34. *Dermestes lardarius.* Fig. 26—28, 31—32, 34 Vergr. 900/1. Fig. 29 u. 30 Vergr. 500/1. Fig. 33 Vergr. 26/1.

B.ch, basale Chitinlamelle;
R, Reste der Bildungszellen derselben;
Stm, Stützmembran;
Rg, Regenerationsinsel;
Stb, Stäbchensaum;
K, degenerierte Kerne im abgestoßenen Epithel.



Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L.

1. Teil. Die Begattung.

Von

Hans Blunck

Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.

Mit 44 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Die vorliegende Arbeit bildet die erste einer Reihe von Abhandlungen, welche die sexuellen Funktionen des Gelbrands zur Darstellung bringen sollen. Ich beabsichtige, nach der Begattung die Eiablage zum Gegenstand der Untersuchung zu machen, sowie auch mit der Fortpflanzung zusammenhängende Erscheinungen, wie die sekundären Geschlechtscharaktere und den Geschlechtsdimorphismus der Weibchen mit in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen.

Einleitend sei auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht, die *Dytiscus* in bezug auf das Geschlechtsleben in einen gewissen Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen Coleopteren stellt. Während im allge-

meinen bei Käfern, Netzflüglern und Schmetterlingen die ganze imaginale Lebenszeit durch die Begattung und Eiablage nebst ihren Vorbereitungen ausgefüllt wird, treten die sexuellen Verrichtungen beim Gelbrand hinter seine anderweitigen Lebensäußerungen zurück. Die Erklärung für das abweichende Verhalten des *Dytiscus* sehe ich in der relativ langen Lebensdauer dieses Käfers, die ihn vor andern auszeichnet. Sie erlaubt ihm, die Fortpflanzungsgeschäfte auf mehrere Monate bis zu einem Jahr zu verteilen, während die kurze Flugperiode andrer Hexapoden ihre geschlechtlichen Funktionen bis auf wenige Tage oder Stunden zusammendrängt. Dieser Umstand gewinnt praktisch Bedeutung als ein das Studium erschwerender Faktor. Den Eintritt von Copula und Eiablage bei *Dytiscus* künstlich zu beeinflussen, ist nur in beschränktem Maße möglich, der Beobachter bleibt stets vom Zufall abhängig. Berücksichtigt man ferner, daß das gesamte Geschlechtsleben des Gelbrands an das Wasser gebunden ist und sich zum Teil des Nachts abspielt, so wird verständlich, warum es trotz wertvoller Einzelbeobachtungen bislang an einer umfassenden Darstellung der sexuellen Handlungen dieses bekannten Käfers fehlt.

Die Periodicität des Paarungstriebes.

Bei kurzlebigen Insekten pflegt der Paarungstrieb die ganze imaginale Lebenszeit der Männchen zu beherrschen, und das Individuum stirbt, sobald es die Aufgaben zur Erhaltung der Art erfüllt hat. Bei den wenig zahlreichen ausdauernden Hexapodenspecies — ich erinnere an die sozialen Hymenopteren — bildet die längere Lebensdauer ein Vorrecht der weiblichen Tiere, während die Männchen sich dem obigen Gesetz fügen. In *Dytiscus* stieß ich auf eine relativ sehr langlebige Form, bei der auch die männlichen Individuen normalerweise das Alter von einem Jahr und darüber erreichen. Ich suchte festzustellen, ob trotzdem bei diesem Käfer Zeit seines Lebens der Begattungstrieb rege ist oder periodisch erwacht und schwindet. Eine Zusammenstellung der zahlreichen aber zerstreuten Literaturangaben ergibt, daß *Dytiscus* zu allen Jahreszeiten in Copulation getroffen wurde und spricht somit für die erste Möglichkeit. CALWER (1858, S. 75 und 1910[1]) notiert: »Begattung Ende August.« FRISCH (1721, Ins. II, S. 35) hat die Käfer im November »aufeinander gefunden«. VON SCHEIDT (1909, S. 47)

[1] Die Zahlen hinter den Autorennamen geben das Erscheinungsjahr der betreffenden und am Schluß dieses Aufsatzes im Literaturverzeichnis aufgeführten Arbeiten an.

beobachtete Ende Oktober, Reiche (1867, S. IX—XI) vom Spätherbst bis zu Winters Anfang ♀♀ mit frischen Begattungszeichen. Nach Lyonet (1832, S. 111) erstreckt sich die Paarungszeit über den ganzen Winter und einen Teil des Frühjahrs. Altum (1865, S. 349) traf *Dytiscus latissimus* L. »sofort nach der Schneeschmelze« in Copula, und auch v. Fricken (1888, S. 32) gibt an: »Der Trieb sich fortzupflanzen, erwacht bei den *Dytiscus*-Arten noch ehe der Winter sich anschickt, uns zu verlassen.« Stein (1847, S. 113) sah die Tiere im März in Paarung. Dankler (1902, S. 311) und Reuss (1906, S. 264) erklären März und April, Wesenberg (1895, S. 129—130) April und Mai für die eigentliche Begattungszeit. Wanke (1906, S. 310) will auch den Juni mit einbegriffen wissen. Nach Schiödte (1841, S. 402) bleibt der Paarungstrieb über das ganze Frühjahr und den Herbst rege, und endlich Régimbart, unser bester Dytiscidenkenner, schreibt (1877, S. 267): »les Dytisques s'accouplent toute l'année« mit der Einschränkung, daß die meisten Paarungen in den September fallen. Während des Herbstes und auch im Winter, »malgré les froids qui couvrent les mares de glace«, finden weitere Copulationen statt, um im Frühling seltener und im Juni und Juli zu Ausnahmen zu werden.

Aus der Gesamtheit des mitgeteilten Beobachtungsmaterials ist zu entnehmen, daß der Fortpflanzungstrieb des Gelbrandes zu keiner Jahreszeit ganz erlischt. Die weit zahlreicher im Herbst und Frühjahr als im Sommer zur Beobachtung kommenden Copulafälle und mehr noch die Angaben Régimbarts scheinen indessen auf eine gewisse Periodizität im Geschlechtsleben des Käfers hinzudeuten, in deren Annahme ich durch die Resultate meiner eignen Untersuchungen bestärkt wurde. Unter diesen verdienen die an freilebenden Individuen gewonnenen Einblicke ein besonderes Interesse und mögen vorausgeschickt werden.

Die meisten Weibchen mit frischen Begattungszeichen wurden im September und Oktober gefangen, wenige in den Wintermonaten und wieder mehr im ersten Frühjahr, sehr vereinzelte im Mai und Juni, keine im Juli und in der ersten Hälfte des August. Bei der Copula überraschte ich in der freien Natur nur wenige Paare, mehrere im September und Oktober, vier Ende November, drei Ende Dezember, eines im März (*D. dimidiatus* Bergstr.), vier Mitte April (davon ein *D. dimidiatus* Bergstr.) und zwei Anfang Juni.

Die numerischen Maxima und Minima an Copulationen bei gefangen gehaltenen Tieren fallen mit den an freilebenden Käfern gewonnenen Zahlen zeitlich zusammen. Ich kontrollierte etwa 1000 Individuen.

Diese kopulierten alle mit verschwindend wenigen Ausnahmen im Herbst und in den Wintermonaten, die weitaus meisten im September und Oktober (1. Max.), relativ wenige im Januar und der ersten Hälfte des Februar (1. Min.). Gegen das Frühjahr zu stieg regelmäßig die Paarungslust wieder, um im März und April ein zweites aber kleineres Maximum als im Herbst zu erreichen (2. Max.). Im Mai und Juni traf ich seltener Käfer bei der Begattung, nie im Juli und in der ersten Hälfte des August (2. Min.).

Besonders beachtenswert ist das Verhalten des frisch gefangenen Materials. Während die Beutetiere im Herbst und Frühjahr oft schon in den Transportgefäßen die Copula eingehen, und während die ♂♂ die mit ihnen zusammengehaltenen ♀♀ im Spätfrühling zum mindesten in den ersten Tagen der Gefangenschaft aufsuchen, gelang es mir von Mitte Juni ab nicht mehr, die Tiere zur Begattung zu bringen. Der Geschlechtstrieb erwachte erst wieder mit Ausgang des Sommers.

Graphisch dargestellt ergeben diese Beobachtungen etwa die nebenstehende Begattungskurve (Fig. 1):

Das besagt: Der Paarungstrieb des *Dytiscus* ist nicht an bestimmte Jahreszeiten gebunden, sondern erstreckt sich über das ganze Jahr, erfährt jedoch in den Herbstmonaten eine erhebliche und im ersten Frühjahr eine weniger auffallende Steigerung, um im Juli so gut wie ganz zu schwinden.

So weit ich prüfen konnte, gilt dies Gesetz für alle Arten der Gattung, läßt indessen eine weitere Verallgemeinerung nicht zu. Von der dem Gelbrande nahestehenden Gruppe der Furchenschwimmer traf ich den gemeinen *Acilius sulcatus* L. in unsern Weihern ständig von April bis Juli in Copula, und um diese Zeit verlassen bereits die ersten jungen Individuen die Puppenwiegen, um den Fortpflanzungscyklus der nächsten Generation zu beginnen. Viele kleinere Dytisciden dagegen, wie *Agabus* und auch *Colymbetes*, konnten ausschließlich im ersten Frühjahr beim Paarungsgeschäft beobachtet werden, und andre wieder dürften die Copula im Herbst vollziehen, da man ihren Larven vornehmlich im Winter begegnet.

Die Frage, welche Faktoren die Periodizität des Paarungstriebes bestimmen, kann hier nicht erschöpfend beantwortet werden. Von der Lösung dieses Problems sind wir zurzeit noch weit entfernt, weil es an dem erforderlichen Beobachtungsmaterial fehlt. Das hier Mitzuteilende mag zu weiteren Untersuchungen anregen.

Man ist gewohnt, die Äußerungen des Geschlechtslebens der Tiere

in ursächlichen Zusammenhang mit den zeitlichen klimatischen Verhältnissen, z. B. der Temperatur, zu bringen. Ob diese Auffassung im allgemeinen das Richtige trifft, mag dahingestellt bleiben, bei *Dytiscus* sind derartige Beziehungen nicht nachzuweisen. Die Paarungslust erreichte in den Wassern meiner dauernd bei etwa 20° gehaltenen Aquarien um dieselbe Zeit ihren Höhepunkt wie in den beträchtlich kühleren und wechselwarmen Weihern im Freien. Ich fing copulierende Käfer an warmen Septembertagen und andre mitten im Winter. Drei Pärchen

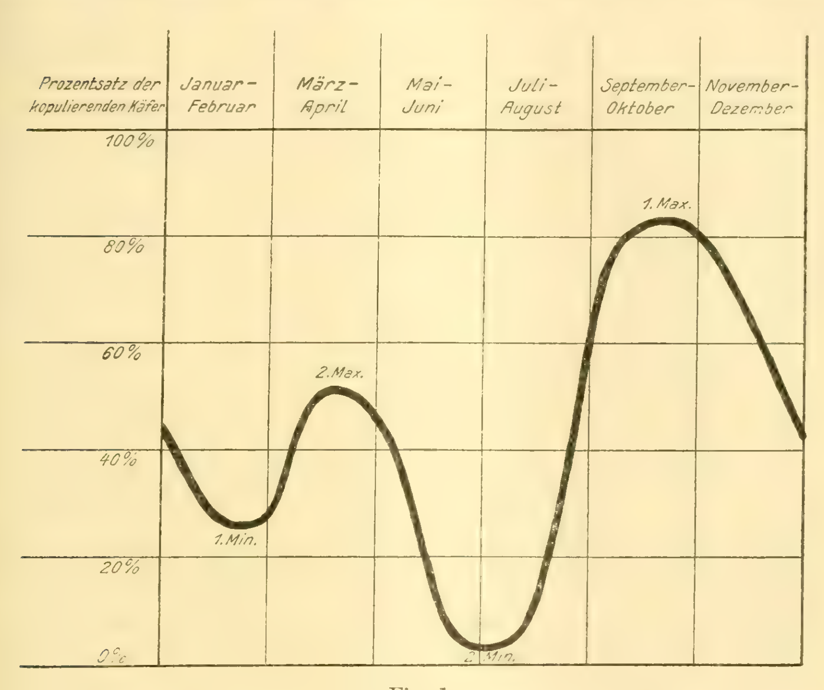


Fig. 1.

Graphische Darstellung der Periodicität des Paarungstriebes bei *Dytiscus*.

wurden am Morgen des 31. Dezember 1909 unter einer in der Nacht gebildeten, 5 mm dicken Eisschicht getroffen. Vier griff ich am 19. November 1909 nach Durchbrechung einer 40 mm messenden, mehrtägigen Eisdecke, unter der sie gestanden hatten. Das Wasser maß an der Oberfläche 0°, in seinen tieferen Schichten 4°. Den ♀♀ waren große, normale Begattungszeichen angelegt. Während die meisten gleichzeitig gefangenen Wasserinsekten sich in einem etwas lethargischen Zustand befanden, hatten die Käfer ihre normale Munterkeit bewahrt. In Copula befand sich außer *Dytiscus* keine Species. Begat-

tungen unter Insekten bei so niedrigen Temperaturen scheinen auch sonst im allgemeinen selten zu sein. Die wenigen mir bekannt gewordenen Ausnahmen zähle ich auf. LICHTENSTEIN fand nach BACHMETJEW (1901) 1887 *Aphis brassicae* bei — 7° in Paarung. Die ♂♂ von *Fonscolombia fraxini* suchen nach REH ihre ♀♀ bei — 2,5 bis — 3,7° auf, und nach SAJÓ soll sich auch *Chrysomela megerlei* bei kühler Witterung paaren. Da meines Wissens nicht feststeht, ob diese Formen auch im Sommer zur Paarung schreiten, ist *Dytiscus* vorläufig die einzige bekannte Gattung unter den Hexapoden, die sich in bezug auf die Copula ganz unabhängig von der Temperatur der Umgebung verhält.

Man hat versucht, das jährlich zweimalige Anschwellen der Begattungsziffer des Gelbrandes damit zu erklären, daß es frisch geschlüpfte Käfer sein sollen, die im Herbst, und wieder andre, die im Frühjahr in Copula getroffen werden. Man macht dadurch die Annahme eines periodischen Steigens und Sinkens des Paarungstriebes beim Individuum unnötig, von der Voraussetzung ausgehend, daß der Wille zur Paarung bei den Insekten gleichzeitig mit ihrem Übertritt in das Imagostadium erwacht, und ihre erste Sorge in der Regel die Befriedigung dieses Triebes ist. Dieser Versuch zur Lösung des vorliegenden Problems muß als auf falschen Prämissen beruhend fallen gelassen werden. Im Frühjahr werden nach meinen Erfahrungen keine Gelbrandkäfer geboren. Es mag sein, daß einzelne Puppen überwintern und erst zu Beginn der warmen Jahreszeit den Käfer liefern, doch dürften diese Fälle so selten sein, daß sie die Zahl der Paarungen im Frühling nicht beeinflussen. Die zu dieser Zeit mit der Begattung beschäftigten Tiere werden in der Mehrzahl der Fälle schon eine oder mehrere Copulationen im Herbst vollzogen haben. Andererseits sind auch die im Herbst in Copula befindlichen Käfer zum Teil vorjährig. Zur Stütze dieser Angaben diene die folgende Beobachtung. Ich sah im Spätsommer geborene und später im gleichen Aquarium gehaltene Paare schon im Herbst und wieder im Frühjahr die Begattung ausführen, im Sommer die geschlechtliche Tätigkeit auf Monate hinaus unterbrechen und im Herbst wieder aufnehmen.

Die Angabe, daß die sich begattenden Paare vornehmlich aus frisch geschlüpften Käfern bestehen (vgl. RÉGIMBART 1877, p. 267), ist in dieser Fassung noch aus einem andern Grunde irrtümlich. Im Gegensatz zu der für die meisten Lepidopteren und viele Käfer gültigen Regel regt sich der Paarungstrieb beim Gelbrande nicht unmittelbar nach dem Verlassen des Puppenhauses. Ganz junge Käfer traf ich nie

in Paarung. Ein Mitte Juli geborenes *Dytiscus marginalis* ♂ begattete ein etwas älteres ♀ zum ersten Male Anfang Oktober. Diese Tatsache hängt mit der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen zusammen, deren Verhalten auch weiterhin geeignet scheint, einiges Licht in die Frage nach der Periodizität des Paarungstriebes zu bringen.

Ich sezierte eine größere Anzahl junger und alter Käfer zu verschiedenen Jahreszeiten. Die Ergebnisse über den Zustand von Hoden, Nebenhoden und Kittdrüsen (Ectadenien) sind in der Tabelle auf S. 177 niedergelegt.

Diese Zusammenstellung lehrt, daß nach dem Verlassen der Puppenhaut der Geschlechtsapparat zunächst weder reifes Sperma noch Kittsubstanz enthält, daß die Bildung beider Produkte jedoch bei entsprechend guter Ernährung sehr bald einsetzt. Die Hoden erzeugen Spermatozoen, die zur Reifung und Copulation in die Nebenhoden wandern und hier bis zur Übertragung in das ♀ bleiben, die Ectadenien beginnen gleichzeitig mit der Absonderung der Kittmassen. Erst nach der »Paarung« der Spermatozoen in den Nebenhoden (vgl. AUERBACH 1893 und BALLOWITZ 1895) ist der Käfer geschlechtsreif, er kann also erst im Alter von 6—8 Wochen zur Ausführung der Copula schreiten.

Aus der Tabelle ist ferner ersichtlich, daß die Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen gesetzmäßig steigt und fällt, und daß diese Perioden in Beziehung zu der Höhe des Paarungstriebes stehen[1]. Zur besseren Veranschaulichung sind diese Verhältnisse in dem als Fig. 2 bezeichneten System graphisch dargestellt. Die ausgezogene Kurve bezeichnet die Veränderungen in der Stärke des Begattungstriebes während der Lebensdauer eines Individuums. Die gestrichelte Kurve bezeichnet die Zustandsänderungen der Hoden, die Punktstrichlinie die der Nebenhoden während der gleichen Zeit. Ist das der Aufstellung zugrunde gelegte Individuum Anfang Juli geboren, so erreicht sein Paarungstrieb im November ein erstes Maximum (1. Max.), sinkt im Dezember bis zu einem wenig auffallenden Minimum (1. min.) im Januar-Februar und weiter nach Erreichung eines entsprechenden März-April-Maximums (1. max.), im Mai, bis im Juni ein bis August reichendes Minimum (1. Min.) erreicht wird, das dem völligen Schwinden des Paarungstriebes um diese Zeit gleichkommt. Ab August steigt

[1] Vgl. J. TANDLER u. S. GROSZ, Über den Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. In: Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXXIII. p. 297—302. Leipzig 1911.

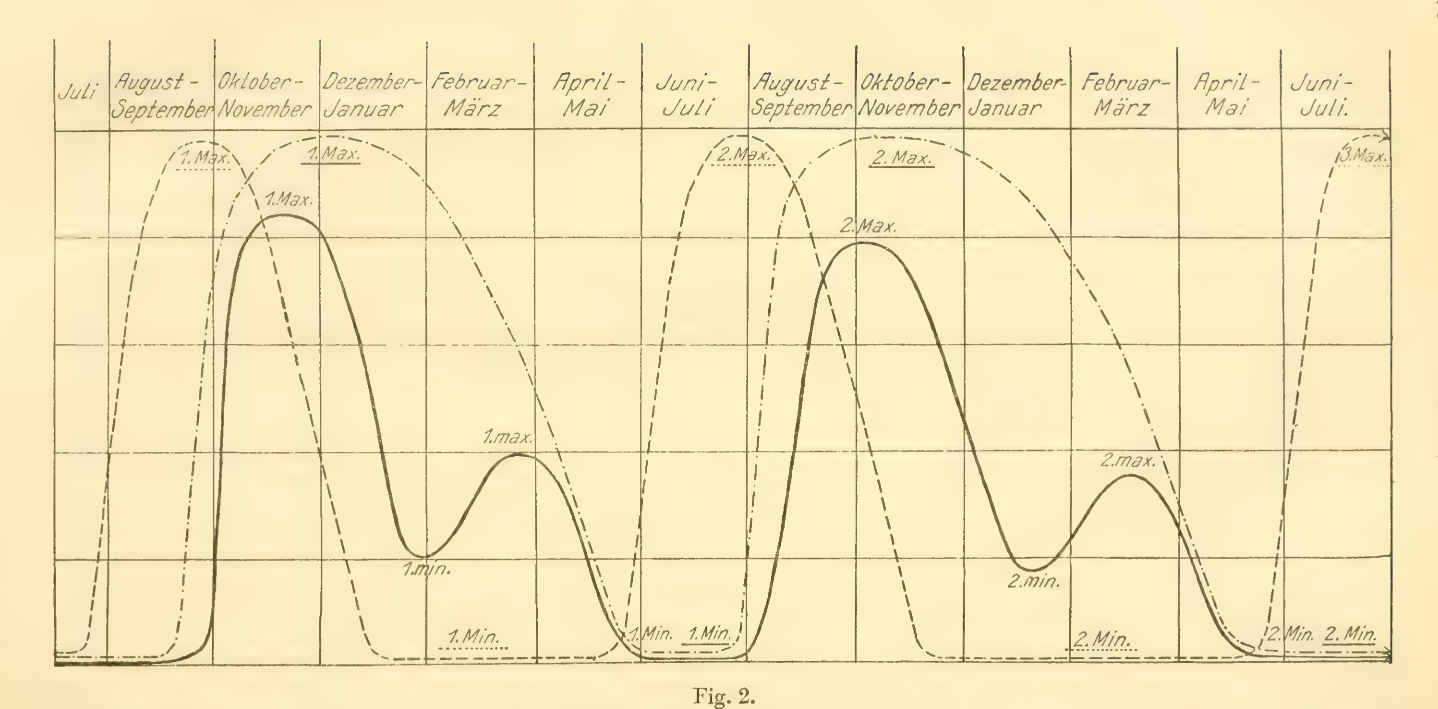


Fig. 2.

Graphische Darstellung der Zustandsänderungen der Hoden (— — —), Nebenhoden (—·—·—) und des Paarungstriebes (———) bei einem *Dytiscus marginalis* L. ♂ vom Tage der Geburt ab.

Tabellarische Übersicht über die Beziehungen zwischen Alter, Paarungstrieb, Entwicklungszustand der Hoden, Nebenhoden und Kittdrüsen eines am 1. Juli 1910 geborenen *Dytiscus marginalis* ♂.

	Alter in Monaten	Hoden	Nebenhoden	Kittdrüsen	Gewicht der Geschlechtsdrüsen in Dezigrammen	Begattungen
1.—15. Juli 1910	1/2	leer			1	
15.—31. »	1	bis 1/2 gefüllt	leer	leer	1—2	
August	2	bis 2/3 »		fast leer	2,5	0
September	3	1/1 »	1/3 gefüllt	wenig gefüllt	3	
Oktober	4	2/3 »	2/3 »	mäßig »	3,5	0—1. Max.
November	5	1/3 »				1. Max.
Dezember	6	1/3 gefüllt bis leer	1/1 »	gut »		
Januar 1911	7				4	— 1. Min.
Februar	8		2/3 »			1. Min. —
März	9	leer	1/2 »	mäßig »		1. Max.
April	10		1/3 »	wenig »	3,5	
Mai	11		fast leer	fast leer	3	1. Max. —
Juni	12	bis 1/2 gefüllt	leer	leer	3,5	1. Min.
Juli	13	1/1 gefüllt		wenig gefüllt	4	
August	14		1/2 gefüllt	mäßig »	4,5	1. Min. —
September	15	2/3 gefüllt			5	2. Max.
Oktober	16	1/3 »	1/1 »		5	
November	17			gut »		2. Max. —
Dezember	18				4,5	— 2. Min.
Januar 1912	19	leer	2/3 »			
Februar	20		1/2 »	mäßig »		2. Min. —
März	21		1/3 »			2. Max.
April	22			wenig »	Nicht feststellbar, weil alle Organe stark verfettet	
Mai	23	1/3 gefüllt	fast leer			2. Max.
Juni	24	1/2 »		fast leer		2. Min.
Juli	25	1/1 »	meist krankhaft verändert			
August	26	Der Käfer stirbt an allgemeinem Marasmus				

die Kurve zur Erreichung eines 2. Maximums im September-Oktober auf, und wiederholt dann dasselbe Bild wie im ersten Lebensjahr des Käfers mit dem Unterschied, daß die Maxima (2. max. u. 2. Max.) und Minima (2. min. u. 2. Min.) um einen Monat früher sich einstellen und zugleich etwas weniger scharf ausgeprägt sind. Dementsprechend erlischt der Paarungstrieb statt im Juni jetzt bereits

im Mai und scheint dann nur noch selten zum 3. oder 4. Mal zu erwachen (Kraft), da die Käfer normalerweise ein 3. Jahr kaum erleben. — Die Hoden erreichen im September-Oktober den höchsten Füllungsstand (1. Max.), leeren sich im Winter und ruhen bis zum Mai (1. Min.), beginnen dann ihre Tätigkeit aufs neue, erscheinen ab Juli wieder prall gefüllt (2. Max.) und stellen die Spermaproduktion ab Sommersausgang ein, um nach der Winterruhe (2. Min.) im nächsten Frühjahr unter Umständen noch in eine dritte Bildungsperiode (3. Max.) einzutreten. — In den Nebenhoden sammelt sich das erste Sperma im August. Von September bis Januar sind die beiden als Samenblasen funktionierenden Organe ganz mit reifen Spermatozoen erfüllt (1. Max.), im Frühjahr wird ihr nunmehr nicht mehr durch die Hoden ergänzter Inhalt aufgebraucht, und von Mitte Juni ab trifft man in ihnen nur sehr wenig Spermatozoen in den distalen Windungen an (1. Min.). Ende Juli erreichen die ersten Spermatozoen der zweiten Bildungsperiode den Nebenhoden und erfüllen diesen ab September wieder ganz (2. Max.). Die Entleerung findet in den Herbst- und Wintermonaten statt, ein nochmaliges Anschwellen im 3. Lebensjahr des Käfers beobachtete ich nicht.

Abgesehen von dem unbedeutenden Paarungsmaximum im Frühjahr fallen also die Maxima und Minima der Begattungs- und Nebenhodenkurven zusammen, mit andern Worten: Die Höhe des Paarungstriebes steht in direktem Verhältnis zum Füllungszustand der Nebenhoden, die Begattungen müssen im Juli ausfallen, weil die Sammelorgane um diese Zeit weder reife Spermatozoen noch Kittsubstanz bergen. Im Grunde handelt es sich hier nur um den Spezialfall einer Erscheinung, die Dufour in seiner Arbeit: Sur les Organes de la génération des Carabiques etc. bereits 1825 in folgende Form kleidete: ». . . à l'époque de la reproduction de l'espèce, les glandes génitales mâles se présentent avec un aspect fort différent de ce qu'elles étaient avant cette époque. La turgescence des canaux spermatiques met en évidence des conduits qui demeureraient imperceptibles sans cette condition et donne souvent à l'abdomen un volume considérable« (zitiert nach Bordas 1900, p. 286).

Für das Ansteigen der Begattungskurve im ersten Frühjahr gibt der Zustand der Geschlechtsdrüsen keine Erklärung. Die Ursache für diese Erscheinung scheint anderswo zu suchen zu sein. Ich muß mich indessen vorläufig auf den Hinweis beschränken, daß das Frühjahrsmaximum im Paarungstrieb zeitlich mit dem Erwachen der Legetätigkeit zusammenfällt.

Auf die Frage, welche Faktoren im Einzelfall das Zustandekommen einer Copula beeinflussen, möchte ich nicht eingehen, um mich nicht in unfruchtbaren Spekulationen zu verlieren. Nur die Unabhängigkeit von Begattung und Tageszeit sei kurz vermerkt. Ein Paarungsakt kann sich über 24 Stunden und darüber erstrecken. Die Männchen suchen die Weibchen sowohl am Tage wie des Nachts auf, wenn auch der Beginn der Copula häufiger in die Nacht zu fallen scheint, was aus der größeren Lebhaftigkeit der Käfer zu diesen Stunden zu erklären wäre.

Polygamie und Polyandrie.

Bei RÉGIMBART (1877, p. 268) und GADEAU DE KERVILLE (1897, p. 91) wird vermerkt, daß die *Dytiscus*-Individuen sich mehrfach begatten können. Um festzustellen, ob es sich bei derartigen Fällen um auf die Gefangenschaft zurückführbare Anomalien oder um natürliche Zustände handelt, unterzog ich diese Frage einer gesonderten Prüfung. Diese ergab folgendes:

Weibchen, die noch den Rest eines alten Begattungszeichens tragen, werden sehr oft, wenn sie unter geeigneten Bedingungen mit Männchen zusammengebracht werden, aufs neue begattet, zuweilen sogar dreimal innerhalb weniger Tage. Anderseits vollziehen Männchen in ein paar Wochen mit einem oder mehreren Weibchen wiederholt die Copula, ohne Schaden zu nehmen: Ein ♂ traf ich in 4 Monaten je dreimal mit zwei Weibchen in Paarung, ein andres Stück in 10 Monaten achtmal. Hernach lebte das Tier noch 1/2 Jahr. Einen besonders instruktiven Fall, bei dem ein Männchen innerhalb 5 1/2 Monaten zwei Weibchen vierzehnmal begattete, lasse ich unter Angabe der näheren Daten folgen:

Copula	Datum	Zwischenpause in Tagen	Copula	Datum	Zwischenpause in Tagen
1	29. X. 1907		8	11. II. 1908	
2	13. XI.	15	9	16. II.	5
3	5. XII.	22	10	26. II.	10
4	10. I. 1908	36	11	9. III.	11
5	13. I.	3	12	16. III.	7
6	31. I.	18	13	2. IV.	17
7	1. II.	1	14	18. IV.	16
		10			

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß vorher und später das Männchen noch mehrere Copulationen ausgeführt hat, die mir entgangen sind. Jedenfalls lebte das Tier noch bis zum Juli, während das erste Weibchen am 8. Februar, also nach mindestens siebenmaliger Begattung, das zweite am 6. August, ebenfalls nach seiner siebenten Begattung, einging.

Diese Tatsachen bestätigen zunächst die Angaben Régimbarts und Gadeaus de Kerville, wie sie oben zitiert wurden: die *Dytiscus*-Individuen können sich mehrfach begatten. Im einzelnen drängt das Mitgeteilte zu Folgerungen, auf die ich nicht eingehen möchte, ohne vergleichend auf die Verhältnisse bei den übrigen Insekten hinzuweisen. Das Wenige, was ich an äußerst zerstreuten Literaturangaben auftreiben konnte, sei hier zusammengestellt. Ziemlich allgemein wird die Ansicht vertreten, daß die Insektenmännchen und -weibchen nur einmal die Copula ausführen können. Ausnahmen sind verhältnismäßig wenig bekannt geworden und zum Teil auf unnatürliche Bedingungen zurückführbar. Unter allen Umständen als abnorm möchte ich mit Seitz (1894, S. 833—834) die wiederholte Begattung eines und desselben Pärchens ansehen, die in der Freiheit nie, in Gefangenschaft nur selten festgestellt wurde (vgl. z. B. Gadeau de Kerville 1900, p. 101—107). Polygamie wurde bei Hemipteren (Aphiden, Lacordaire 1838, p. 369), Dipteren (*Musca carnaria*, Lacordaire ebd.) und bei einer größeren Anzahl von Lepidopteren beobachtet, so bei *Bombyx* (Lacordaire ebd.), Psychiden (Hofmann 1860, S. 9), und bei verschiedenen Saturniden (*Aglia tau*, Fleischer 1886, S. 191; *Endromis versicolara*, Mitreuter 1888, S. 221; *Platypterix hamula*, Archer 1884, S. 228; *Selenoscopus nubeculosus*, Amelong 1886, S. 44 und Borgmann 1883, S. 114). Über Polygamie bei Käfern fand ich nur wenige Angaben, obgleich ich diesen Teil der Literatur mit besonderer Sorgfalt durchsah. Lacordaire (l. c.) zählt *Chrysomela populi* als polygam mit auf. *Chrysomela varians* verbringt nach den Beobachtungen Meissners (1908, S. 78 Anm.) die größte Zeit ihres Lebens in Copula, und auch bei Coccinelliden sollen häufige Verbindungen die Regel bilden. Boas (1892, S. 247) findet in den Weibchen von *Melolontha* oft zwei bis drei Spermatophoren und schließt daraus auf eine mehrmalige Begattung. Gadeau de Kerville (l. c.) sah ein Maikäfermännchen neun Paarungen in 40 Tagen vollziehen. Im übrigen scheint indessen auch heute noch Latreilles Satz zu gelten: »Les coléoptères ne s'accouplent qu'une seule fois.« (1804, p. 130), wenngleich ich annehmen möchte, daß die Zahl der Aus-

nahmen sich mit dem Wachsen unsrer Kenntnis noch bedeutend vermehren wird.

Welche Ursachen bestimmen derartige Abweichungen, und inwieweit sind die für *Dytiscus* geschilderten Verhältnisse als normal anzusehen? Zur Klärung empfiehlt es sich, zu unterscheiden zwischen Polygamie und Polyandrie, je nachdem ob ein Männchen mehrere Weibchen begattet oder ob ein Weibchen nacheinander von mehreren Männchen aufgesucht wird.

Die Verbreitung der Polygamie bei Insekten sucht Seitz (1894, S. 832) durch das Überwiegen der weiblichen über die männlichen Individuen bei den durch diese Erscheinung ausgezeichneten Spezies zu erklären. Da bei *Dytiscus* indessen die Männchen den Weibchen an Zahl fast die Wage halten, muß diese so plausible Deutung hier abgelehnt werden. Ebensowenig trifft beim »Gelbrand« die Voraussetzung für einen zweiten Erklärungsversuch Seitz' zu, daß nämlich die Männchen zwar in gleicher Anzahl wie die Weibchen produziert werden, sich aber größeren Gefahren aussetzen als die Weibchen und schnell decimiert werden. Alle *Dytiscus*-Individuen bewegen sich unter den gleichen Lebensbedingungen. Ich möchte die Polygamie dieser Käfergattung mit ihrer auffallend langen Lebensdauer in Zusammenhang bringen, die sich auf ein Jahr und darüber erstreckt. Ganz allgemein finden wir langlebige Tierformen zur Ausführung mehrerer Begattungen befähigt. Als abnorm oder als ein Produkt des Gefangenlebens ist die Polygamie des »Gelbrandes« demnach nicht aufzufassen, ganz abgesehen davon, daß die gesetzmäßige Periodizität der Hodentätigkeit und die enormen, in den Nebenhoden aufgespeicherten Samenmassen eine derartige Deutung von vornherein ausschließen.

Etwas anders liegen die Verhältnisse für die Polyandrie. Die mehrmalige Begattung eines Weibchens ist nur dann verständlich, wenn die bei der ersten Copula übertragene Spermamasse zur Befruchtung sämtlicher Eier nicht ausreicht, oder wenn mehrere Legeperioden aufeinander folgen, ohne daß die Spermatozoen im Weibchen dauernd lebenskräftig bleiben. Diese Voraussetzungen treffen, soweit ich unterrichtet bin, bei keinem Insekt zu. Bekanntlich deckt unsre Honigbiene bis in ihr letztes Lebensjahr die zur Befruchtung ihrer zahllosen Eier benötigten Spermatozoen aus der bei ihrem einzigen Hochzeitsflug im Receptaculum aufgespeicherten Samenmasse. Polyandrie bei Insekten wird demnach allgemein als ein abnormer Zustand betrachtet und gelangt entsprechend selten zur Beobachtung. So sollen Seidenspinner-

weibchen, die Generationen lang in Gefangenschaft gehalten wurden, sich mehrfach paaren (SEITZ 1894, S. 831), und auch in den von GADEAU DE KERVILLE (l. c.) zitierten Fällen dürfte es sich um Ausflüsse unnatürlicher Lebensbedingungen handeln. Über Polyandrie bei Käfern ist mir nur eine Angabe bekannt geworden, die ebenfalls das Gepräge des Abnormen trägt. WEBER (1902, S. 335—337) überraschte im Freien ein *Platycerus cervus* ♂ in Copula, mit dem in 12 Tagen der Gefangenschaft zwei ♀♀ fünfmal die Paarung eingingen. Für den Normalzustand gilt demnach immer noch der alte LACORDAIREsche Satz: »Les Insectes femelles ne s'accouplent jamais qu'une seule fois dans le cours de leur vie, quelle que soit la durée de celle-ci« (1838).

Wie lassen sich mit dieser Auffassung die oben mitgeteilten Verhältnisse bei *Dytiscus* in Einklang bringen? Die Sektion frisch begatteter Weibchen lehrt, daß nicht nur Receptaculum sondern auch Bursa copulatrix, Scheide und Scheidenvorraum völlig mit Spermatozoen erfüllt ist. Von diesen verbleiben indessen nur die im Receptaculum angehäuften an ihrem Ort, während die ganze übrige Samenmasse bald wieder abgestoßen wird. Das Receptaculum bleibt mit Sperma bis zum Rande gefüllt bis zum Einsetzen der Legeperiode, in der Regel also von Anfang Herbst bis zum Frühjahr. Finden inzwischen weitere Begattungen des Weibchens statt, so können die neueingeführten Spermatozoen zwar bis zum Receptaculum vordringen, dieses aber nicht betreten; sie werden sämtlich, ohne ihre Aufgabe erfüllt zu haben, innerhalb 24 Stunden wieder abgestoßen. Auf Grund dieser Überlegung glaube ich mich zu dem Schluß berechtigt, daß die mehrmalige Begattung eines *Dytiscus* ♀ innerhalb kurzer Zeit als abnorm angesehen werden muß. Ganz besonders unnatürlich ist das von RÉGIMBART (1877, p. 270) gemeldete Verhalten einiger Männchen, die sich die Begattung mit Weibchen erzwangen, welche noch nicht einmal den bei der letzten Copula empfangenen Scheidenpfropf abgeworfen hatten. Sie zerschnitten mit Hilfe ihrer Schwimmbeine und des Penis das ganze Begattungszeichen, um nach seiner Entfernung normal die Copula zu vollziehen. Alle diese Beobachtungen wurden an gefangenen Objekten angestellt, welche bekanntlich stets Neigung zu Aberrationen zeigen. Der Eindruck des Unnatürlichen im Verhalten der Männchen wird besonders durch die Reaktion der Weibchen verstärkt. Kürzlich begattete Individuen suchen jeder Berührung mit Männchen aus dem Wege zu gehen, fliehen sie wie Feinde und halten sich vorzugsweise im dichtesten Pflanzengewirr auf. Werden sie trotz-

dem aufgespürt und ergriffen, so suchen sie auf jede Weise den Bewerber abzuschütteln. FRISCH (1721, S. 34) weiß zu erzählen, daß »wann er an sie geschossen, sie ihn gekannt, und schnell sich gewendet, daß er sich nicht hat anhängen können, biß sie es einmahl versehen«. DANKLER (1902, S. 311) berichtet von einer »glashellen, glänzenden Blase am Hinterleib des ♀, die in den nächsten Tagen nach der Begattung sich bildet und sich bald vergrößert, bald verkleinert. Solange die Blase da war, floh das Weibchen vor dem männlichen Tiere. Sobald aber die Blase verschwunden war, begann der Verkehr von neuem.« Der Autor muß die an der Leibesspitze sich zuweilen zeigende Atemluft unter den Flügeldecken im Auge gehabt haben, die infolge der Formveränderungen der letzten Segmente durch das Begattungszeichen um jene Zeit besonders deutlich hervortreten mag. Wenn man allerdings das Auftreten eines derartigen Schutzschildes bestreiten muß, so stimmt doch auch dieser Bericht mit den andern darin überein, daß die Weibchen schnell sich folgenden Begattungen aus dem Wege zu gehen suchen. Kommen diese trotzdem zustande, so scheinen sie nach meinen Erfahrungen eine ungünstige bis perniciöse Wirkung auf die Betroffenen auszuüben. Mehr als dreimal innerhalb weniger Wochen begattete Weibchen sah ich in drei Fällen eingehen. Zwei starben unter Erstickungserscheinungen wenige Stunden nach der letzten Paarung, das dritte überlebte diese um $2^1/_2$ Monate, ohne indessen zur Eiablage zu kommen. Auch in dem von WEBER berichteten Fall (s. o.) mehrmaliger Begattung von Hirschkäferweibchen gingen übrigens diese bald zugrunde, ohne vorher Eier abzulegen. Polyandrie in der hier geschilderten Form dürfte demnach bei *Dytiscus* wie bei allen Insekten ein abnormer, auf das Gefangenleben zurückführbarer Zustand sein. In der Freiheit dürfte die mehrmalige Begattung eines Weibchens innerhalb kurzer Zeit zu den größten Seltenheiten gehören.

Ich habe absichtlich diese vorsichtige Ausdrucksweise gewählt, weil ich Grund zu der Annahme habe, daß die Tiere während ihres mehrjährigen Lebens doch mehr als einmal begattet werden und zwar unter normalen Lebensbedingungen, d. h. in der Freiheit. Ausgang des Winters tragen nahezu alle Weibchen mehr oder weniger frische Begattungszeichenreste. Ein Blick auf die Begattungskurve Fig. 1 lehrt, daß um diese Zeit die Zahl der Paarungen ein neues Maximum erreicht, es wird also zum mindesten ein Teil der Weibchen jetzt zum zweiten Male begattet. — Ich hatte bereits darauf hinzuweisen, daß junge Weibchen um diese Zeit nicht geboren werden. — Das Gleiche

wiederholt sich im nächsten Herbst. Außer den frisch begatteten jungen Tieren fängt man deutlich als alt erkennbare Individuen mit eben übertragenen Spermatophoren. Es unterliegt bei mir keinem Zweifel, daß diese Tiere sich bereits im Herbst vorher, vielleicht sogar noch einmal in ihrem ersten Frühling gepaart hatten. Der obige Satz über den Geschlechtsverkehr der Weibchen ist also dahin zu erweitern: Polyandrie in dem Sinne, daß mehrere Paarungen eines Weibchens in kurzer Zeit sich folgen, ist kein natürlicher Zustand bei *Dytiscus*, wohl aber scheinen sich die im Herbst zum ersten Male begatteten Tiere einer zweiten Copula im Frühling und ev. einer dritten im nächsten Herbst zu unterziehen.

Eine Erklärung für diese auffallende Erscheinung kann ich zurzeit nicht geben. An eine Abnahme der Befruchtungskraft des Samens bei längerem Verweilen im weiblichen Organismus möchte ich nicht glauben. Die Spermatozoen behalten im Receptaculum länger denn ein halbes Jahr ihre volle Beweglichkeit. Ebensowenig scheint eine Ergänzung des Samenvorrats nach der ersten Legeperiode im Frühjahr erforderlich, wenn man die bei der ersten Begattung übertragene Samenmasse berücksichtigt.

Potenz und Lebensalter.

Die Frage, bis in welches Alter die Männchen fortpflanzungsfähig bleiben, habe ich von einem andern Gesichtspunkte aus schon in einem Aufsatz: Lebensdauer, Tod und Altersschwäche bei *Dytiscus* behandelt. Hier sei das dort mitgeteilte Beobachtungsmaterial dahin zusammengefaßt, daß die Männchen bis in das zweite Lebensjahr hinein trotz mehrfacher Ausübung der Copula potent bleiben, daß dann jedoch ihre Geschlechtskraft allmählich zu erlöschen scheint, und daß dem Eintritt der Impotenz in der Regel bald das Absterben des Gesamtorganismus folgt. Käfer, die zu teilweiser oder absoluter Carenz gezwungen werden, können nach Kraft sogar noch im dritten und vierten Lebensjahr, die Begattung normal ausführen. Ein von mir auf den Zustand des Geschlechtsapparates hin untersuchtes zweijähriges Männchen, das nie mit Weibchen in Berührung gekommen war, zeigte Hoden und Nebenhoden überreich mit Sperma beladen, die Kittdrüsen dagegen fast leer und die Wände der Geschlechtsdrüsen brüchig, dem Zerfall nahe.

Der Begattungsapparat des Männchens.

Für das Verständnis gewisser Vorgänge bei der Begattung ist die Vertrautheit mit dem Grundplan des Copulationsapparates unerläßlich. Ich sehe mich daher gezwungen, den Abriß einer Morphologie der Begattungsorgane meiner Darstellung des Verlaufs der Copula vorauszuschicken. Von einer ausführlicheren Beschreibung dieser Apparate kann ich um so eher absehen, als in Bälde eine monographische Bearbeitung der Geschlechtsorgane des *Dytiscus* von andrer Seite vorliegen dürfte.

Am Hinterleib des *Dytiscus* sind das 2. bis 9. Tergit (Fig. 3 und 6 *IX*) und das 3. bis 8. Sternit (Fig. 3 und 6 *VIII'*) nach Wegnahme der Flügel frei sichtbar[1], während das zweiteilige 9. Sternit (Fig. 3, 6, 7 und 8 *IX'*) in der Ruhe von dem achten teilweise verdeckt wird. Die folgenden Segmente sind in das Körperinnere verlagert und infolge ihrer Beziehungen zu den Genitalien in beiden Geschlechtern different gebildet.

Beim Männchen[2] ruht auf dem nach vorn[3] zu durch eine halbkreisförmige Seitenspange erweiterten 9. Sternit das sogenannte Präputium, eine weite membranöse Mulde, deren Seiten durch eine von dem kleinen, unpaaren 10. Tergit[4] (Fig. 3 *X*) ausgehende chitinöse Leiste verstärkt sind. Der rechten Seite des Muldengrundes ist eine langspatelförmige Chitinplatte eingebaut, auf der die Hauptlast des vom Präputium umschlossenen eigentlichen äußeren Begattungsapparates im eingezogenen Zustande ruht. Das Präputium umschließt demnach den Penis mit seinen Parameren.

Die Parameren (Fig. 3 *k*) bilden während der Erektion zwei symmetrische, laterale, seitlich abgeplattete, leicht gekrümmte Chitinmesser, die in der distalen Hälfte an der konkaven, ventralen Schneide mit langen, steifen Borsten besetzt sind. Zwischen diesen beiden an der Basis gelenkig verbundenen, distal divergierenden Chitinspangen sind

---

[1] Das erste Segment und das zweite Sternit fehlt wie bei allen Coleopteren. Vgl. Berlese. 1909. S. 266—269.

[2] Eine recht glückliche Bearbeitung des männlichen Apparates lieferte Régimbart (1877, S. 265—267). Seine Darstellung übertrifft die ausführlichere Arbeit Peytoureaus (1895, S. 159—162) an Klarheit. Vgl. auch Verhoeff (1893, S. 113—170).

[3] »Vorn« bezeichnet im folgenden stets die Richtung, in der der Kopf des Tieres liegt.

[4] Das 10. Tergit ist nur mit einer Längskerbe versehen.

dorsal und ventral zwei membranöse Häute ausgespannt, deren stumpfwinklig nach vorn einspringende Hinterränder miteinander verschmolzen sind. Die so von dem Paramerenapparat gebildete Tasche wird bei der Copula durch eintretende Leibesflüssigkeit stark geschwellt.

Die morphologisch trotz der Arbeiten VERHOEFFS und ESCHERICHS noch nicht recht klargestellten Parameren der Käfer haben recht verschiedene biologische Aufgaben. Sie dienen bei den Carabiden und, wie es scheint, auch noch bei den kleineren Schwimmkäfern (*Agabus*, BORDAS 1900) als Haftorgane. Bei *Dytiscus* tritt — das sei hier vorweggenommen — diese Funktion in den Hintergrund. Die Parameren haben hier neben ihrer Bedeutung als Reizwerkzeuge vor allem die Aufgabe, die weibliche Geschlechtsöffnung der männlichen zu nähern und nach dem Übertritt der Kittsubstanz dem äußeren Begattungszeichen seine Form zu geben, sowie die Spermatophorentasche des Weibchens zuzudrücken. ESCHERICH (1893, S. 131) sieht die Funktion der Parameren darin, Fremdkörper am Eindringen in die Geschlechtsöffnung während der Begattung zu verhindern. Er stellt sich das so vor, »daß das Männchen die Spangen, die während der Copula unter dem Rutenkanal des Weibchens sich befinden, einander nähert und so den Rutenkanal mit der an die Spangen gehefteten Haut umwickelt«. Ich stellte indessen fest, daß eine derartige Umwicklung nicht stattfindet und daß die Parameren als Schutzorgane kaum in Frage kommen können (vgl. HAUPT 1907).

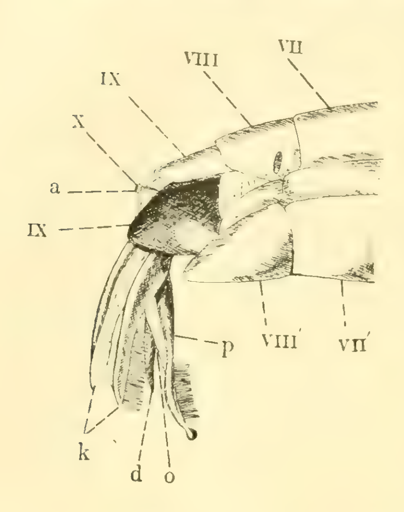


Fig. 3.
Die letzten Segmente des männlichen Hinterleibs mit ausgetretenem Begattungsapparat. *VII* bis *X*, 7. bis 10. Tergit; *VII'* bis *IX'*, 7. bis 9. Sternit; *p*, Penis; *d*, sein Deckapparat; *o*, Geschlechtsöffnung; *a*, After; *k*, Parameren. Vergr. 4mal.

Unter den Parameren liegt der Penis (Fig. 3 *p*, Fig. 4, Fig. 5 *p*, Fig. 25 und 26 *p*), ein unpaarer, zwischen ihrer Basis eingelenkter und hier stark hakenförmig ventral gekrümmter, im weiteren Verlauf ziemlich gerade gestreckter Chitinstab. Er besteht zur Hauptsache aus einer chitinösen Rinne (*r* in Fig. 4), deren ventral gelegener, starker

Kiel distal mit einem zweireihigen Cirrus (*s*) besetzt und in einen kleinen Chitinknopf ausgezogen ist. Die Penisrinne wird durch eine dorsale Membran, die in der Längsrichtung durch mehrere parallele Chitinstäbchen gestützt wird, zu einer Röhre vervollständigt (Fig. 26), welche die Fortsetzung des Ductus ejaculatorius bildet. Als solcher ist die unpaare Fortsetzung (*d.e.* in Fig. 5) der beiden langen Blindschläuche (*k* in der schematisch gehaltenen Fig. 5) zu bezeichnen, welche die Kittsubstanz produzieren und kurz vor ihrer Vereinigungsstelle je ein vom Nebenhoden (*n*) kommendes Vas deferens (*v*) aufnehmen, in dem der Same aufgespeichert ist. Der Ductus ejaculatorius bildet also den gemeinsamen Ausfuhrkanal für Sperma und Kittsubstanz, die sich in die Penisrinne ergießen. Mit dieser ist die Dorsalmembran des Penis nur am Grunde, und zwar durch die aufgebogenen Seitenwände der Rinne, verwachsen (Fig. 25). Ihr freier mittlerer Teil springt, sich langsam verjüngend und in eine Spitze auslaufend, weit vor, die Penisrinne verdeckend (Fig. 3). In der Ruhe stark gefaltet, macht sie während der Erektion eine starke, trichterförmige Erweiterung der Mündung des Ausführganges möglich und erleichtert den Austritt der Spermamasse (Fig. 26). Schnitte lehrten mich, daß die einfach erscheinende Membran zweischichtig ist. Sie setzt sich aus zwei chitinösen Häuten zusammen, die einander zwar für gewöhnlich fest anliegen, aber nur an den freien Kanten miteinander verlötet sind, so daß sie unter Umständen durch die dazwischen tretende Leibesflüssigkeit auseinander getrieben werden können. Der Deckapparat des Penis nimmt dann Kugelgestalt an und erscheint als ein dem Grund der Rinne dorsal aufliegendes, von dieser ziemlich unabhängiges Organ (Fig. 4 *d*). Die Fig. 3, 5 und 25 zeigen den Penisdeckapparat im ruhenden, Fig. 4 im erigierten Zustand. Diese Skizze wurde nach dem Präparat eines künstlich durch Druck auf das Abdomen aus dem Genitalspalt herausgetriebenen und durch nachdrängende Leibesflüssigkeit erigierten Penis gefertigt. Die Seitenteile (*r*) der in die starre Spitze ausgezogenen Penisrinne sind etwas

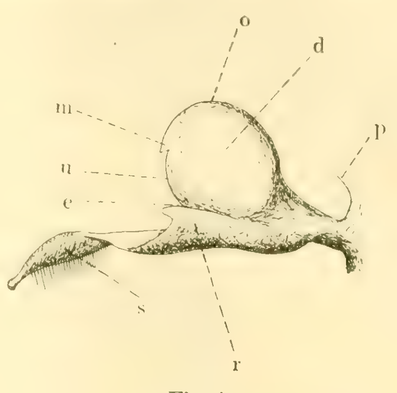


Fig. 4.
Der Penis im erigierten Zustand. *s*, die chitinöse Spitze der Penisrinne; *r*, ihre Seitenteile; *d*, der Deckapparat; *o*, die ihn oben, *u*, die ihn unten begrenzende Membran; *m*, die freie Spitze der medianen Verstärkungsrippe; *e* die Geschlechtsöffnung; *p*, die zu den Parameren ziehende Membran. Vergr. 5mal.

herabgeklappt. Die dorsale (*o*) und ventrale (*u*) Haut bilden den vom Abdomen her mit Blutflüssigkeit geschwellten Penisdeckapparat, der bei *m* durch die Spitze seiner medianen Verstärkungsrippe überragt wird; *e* bezeichnet den Eingang zum Ductus ejaculatorius, *p*, die zu den Parameren führende Membran. — Ich mußte diesen eigentümlichen Apparat des Penis einer etwas eingehenderen Betrachtung unterziehen, weil seine komplizierte Struktur von andrer Seite bisher nicht gewürdigt, für das Verständnis der Übertragung des

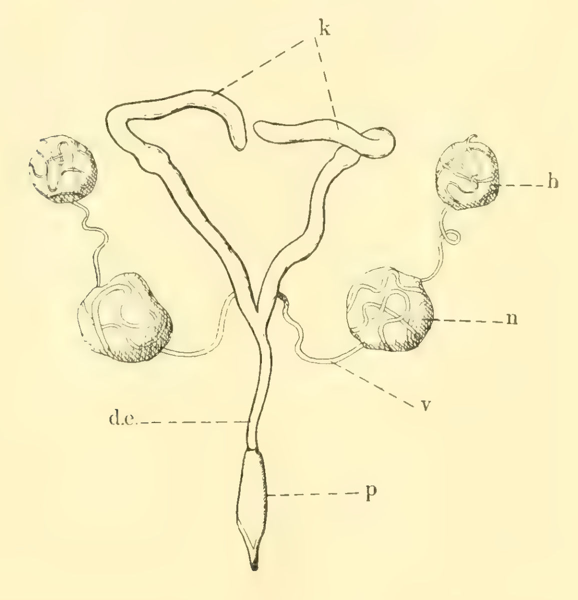


Fig. 5.

Schema der männlichen Geschlechtsorgane. *h*, Hoden; *n*, Nebenhoden; *v*, vas deferens; *k*, Kittdrüsen; *d.e*, Ductus ejaculatorius; *p*, Penis. Von oben gesehen. Vergr. 4mal.

Spermas in den weiblichen Organismus aber von hervorragender Bedeutung ist.

Nach Beendigung der geschlechtlichen Tätigkeit nähern sich die Parameren einander, nehmen den sie distal nur etwas überragenden Penis in die Mitte, und während der Apparat durch den Genitalspalt zwischen den Hälften des 9. Sternits in das Leibesinnere zurücktritt, macht er im Sinne des Uhrzeigers eine Drehung um 90° um seine Achse durch, so daß im Präputium die erste Paramere nach unten und auf das obengenannte, spatelförmige Chitinplättchen zu liegen kommt. Die Bewegungen beim Austritt verlaufen im entgegengesetzten Sinne. Sie

werden vermittelt durch ein recht kompliziertes Muskelsystem, dem sich als Hebel und Insertionspunkt ein von der Paramerenbasis in das Körperinnere ziehendes schlankes Chitinknöchelchen zugesellt.

Der weibliche Apparat.

Der weibliche Apparat[1] verläßt das Innere des Körpers nur zum Zwecke der Eiablage, und diese Funktion ist formbestimmender für ihn

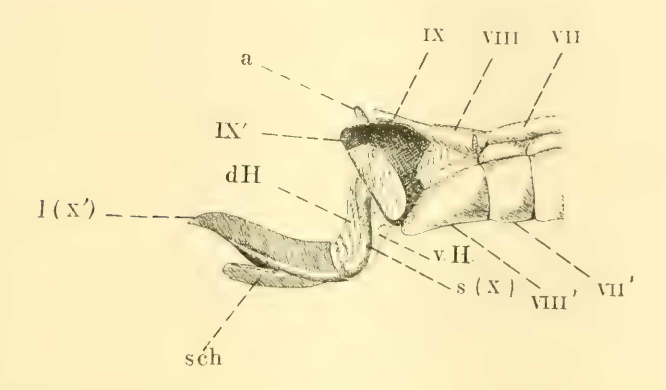


Fig. 6.
Die letzten Abdominalsomite des Weibchens. *VII* bis *X*, 7. bis 10. Tergit; *VII'* bis *X'*, 7. bis 10. Sternit; *l* (*X'*), der Legesäbel; *s* (*X*), seine Seitenspangen; *d.H* und *v.H*, die den Säbelstiel zu einer Röhre vervollständigenden Häute; *sch*, Ovipositoren; *a*, After. Vergr. 3mal.

gewesen als die Begattung. Das Organ tritt zwischen dem Längsspalt des zweiteiligen 9. Sternits aus (Fig. 6) und zerfällt in einen Stielabschnitt (*s* (*X*) in Fig. 6—8) und den eigentlichen Legesäbel. Der Stielteil, wahrscheinlich das umgewandelte 10. Tergit, wird von zwei late-

[1] Beschrieben wurde der weibliche Apparat bereits verschiedentlich. Besondere Beachtung verdienen die Arbeiten von Régimbart (1875, p. 202), Verhoeff (z. B. 1893, p. 113—170; 1894, p. 177—188), Peytoureau (1895, p. 156—158) und von Berlese (1909). Régimbarts kurze und klare Darstellung, die vorzüglich die Wirkungsweise des Apparates veranschaulicht, hebt sich vorteilhaft von der Abhandlung Peytoureaus ab, die sich auf die Darstellung der anatomischen Verhältnisse beschränkt. Der Wert dieser ungemein gewissenhaften Untersuchung wird durch die Unübersichtlichkeit der Schreibweise und der Zeichnungen beeinträchtigt. — Verhoeff erwarb sich um die Deutung der Elemente des Apparats auf ihren Segmentcharakter hin Verdienste, wenn auch die mit der von diesem Autor gewohnten Schärfe aufgestellten Leitsätze sich in manchen Punkten reformbedürftig gezeigt haben. — Berlese vereinigt glücklich Knappheit mit Vollständigkeit und Klarheit.

ralen, schlanken und etwa 9 mm langen Chitinarmen gebildet, die in geringem Abstand parallel zueinander verlaufen. Sie sind am Hinterende des 9. Tergits (*IX*, Fig. 6—8) gelenkig aufgehängt und hier miteinander zu den den After (*a* Fig. 6—8) deckenden Analplatten verschmolzen, während die distalen Enden mit der Säbelbasis artikulieren. Zwischen den hornigen Seitenspangen spannt sich dorsal (*d.H* Fig. 6 und 7) und ventral (*v.H*) eine stark faltbare muskulöse Haut aus, die den Stiel in ausgezogenem Zustande zu einer Röhre vervollständigt. In dieser zieht der sich in den Legesäbel fortsetzende Oviduct entlang

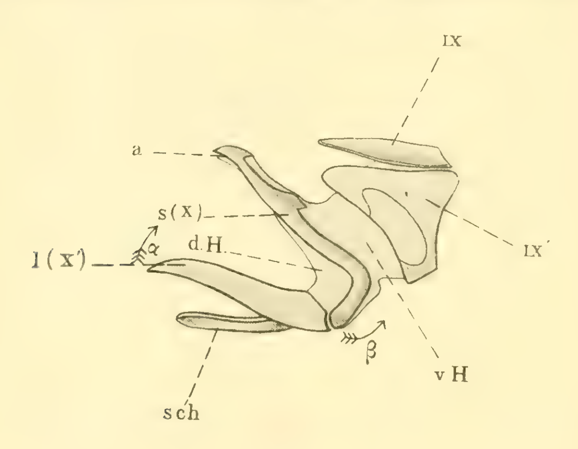


Fig. 7.

Der weibliche Apparat in ausgestülptem und stark gedehntem Zustand. Bezeichnungen wie oben. Die Pfeile α und β bezeichnen die entgegengesetzten Drehungsrichtungen des Legesäbels und seines Stiels beim Rücktreten in das Körperinnere. (Unter Benutzung einer Skizze von BERLESE.) Vergr. 3mal.

(*v* in Fig. 8). Der eigentliche Säbel wird als das 10. Sternit aufgefaßt, hat indessen jede Segmentähnlichkeit verloren. Er besitzt die Gestalt einer breiten und krummen, zweischneidigen Säbelklinge von 9 mm Länge, die sich in schwachem Bogen aufwärts krümmt und bis zur scharfen, sich wieder etwas nach unten wendenden Spitze ziemlich gleichmäßig verjüngt. Die Bildung des Säbels übernehmen zwei sehr dünne aber harte Chitinplatten, die an ihrem oberen Rande in einer scharfen Kante zum Säbelrücken verschmolzen sind. Die ventralen Plattenränder sind nur an der Säbelbasis auf eine kurze Strecke miteinander verlötet, aber in ihrem freien Verlauf zur Bildung der Säbelschneide dicht aneinander gelegt. Der Legesäbel umschließt das in der Ruhe stark abgeplattete freie Ende der Scheide (*sch* in Fig. 6 und 7), das bei der Eiablage bis auf 6 mm seiner Länge

aus dem von den unteren Rändern der Säbelklappen gebildeten Spalt austreten kann. Zwei chitinöse Längsspangen, die Ovipositoren nach VERHOEFF (1894, p. 181), verlaufen an der Unterseite dieses Apparates und verleihen ihm eine gewisse Stabilität.

Im ausgestreckten Zustande (Fig. 6) weist der Stielabschnitt nach unten, während der Säbel mit ihm einen Winkel von etwa 90° bildet und nach hinten gerichtet ist. Nach Beendigung der Legetätigkeit weicht der Apparat in das Körperinnere zurück (Fig. 8). Dabei bettet sich die Scheide zwischen die beiden Chitinblätter des Legesäbels, und dieser selbst klappt aufwärts wie die Klinge eines Messers in ihr Heft in seinen Stielteil zurück (Pfeil α in Fig. 7). Gleichzeitig beschreibt letzterer um seinen Aufhängepunkt einen Bogen in entgegengesetztem Drehungssinn (Pfeil β) und weicht in das Innere des Hinterleibes zwischen dem Längsspalt des 9. Sternits (*IX'*) zurück, worauf sich die beiden Segmenthälften wie zwei Falltüren hinter dem ganzen Apparat schließen. Eine Drehung der Organe um ihre Längsachse beim Ein- und Ausstülpen, wie sie beim Männchen beschrieben wurde, findet beim Weibchen nicht statt. Die Klinge des Legesäbels fällt auch in der Ruhelage mit der Sagittalebene des Körpers zusammen. Sie nimmt dann eine genähert horizontale Lage ein (Fig. 8), ihre Basis ist fast bis zum Hinterrande des 5. Sternits vorgezogen, während Spitze und Vaginamündung dicht unter dem After liegen. Diese Stellung behält der weibliche Apparat auch während der Begattung bei. Der Legesäbel halbiert also in der Ruhelage den von den Genitalklappen (*IX'*) und ihren Verbindungshäuten begrenzten Raum, für den ich aus unten näher zu bringenden Gründen die Bezeichnung »Spermatophorentasche« in Vorschlag bringe.

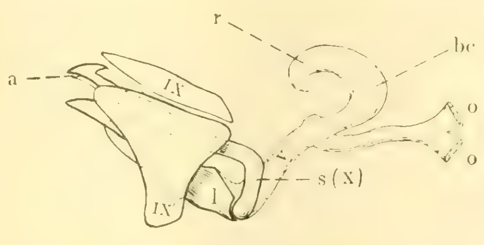


Fig. 8.

Der weibliche Apparat in eingezogenem Zustand. Bezeichnungen wie bei Fig. 6. *v*, Vagina; *o*, Oviducte; *bc*, Bursa copulatrix; *r*, Receptaculum seminis. (Teilweise nach BERLESE.) Vergr. 3mal.

Das Aufsuchen der Weibchen durch die Männchen.

Wie finden sich die Geschlechter zusammen, auf welche Entfernungen hin erkennen sie sich und mit Hilfe welcher Sinnesqualitäten?

Ein hervorragend ausgebildetes Witterungsvermögen, wie wir es bei den Schmetterlingen bewundern, scheint bei Käfern selten und nur bei Lamellicorniern sich zu finden. An ein angebundenes *Lucanus cervus* L. ♀ konnte HAABER in $1^1/_2$ Stunden 75 ♂♂ anlocken. Ein entsprechender Versuch mit dem Gelbrand wird stets fehlschlagen. Der chemische Sinn scheint bei diesem Käfer wie bei allen Wassertieren auf einer weniger hohen Stufe zu stehen als bei den Verwandten unter den Luftbewohnern. Die physikalische Eigenschaft des Wassers, der Ausbreitung von Duftstoffen einen weit größeren Widerstand als die Luft entgegenzusetzen, schränkt die Bedeutung des Geruchs für das Leben seiner Bewohner stark ein und hemmt die Entfaltung dieses Sinnes. Wenn man für *Dytiscus* ein auf dem Lande sehr weit tragendes Geruchsvermögen annähme — für das indessen zwingende Beweise nicht vorliegen —, so würde sich dessen Wirkungskreis im Wasser auf eine Zone von höchstens einigen Decimetern reduzieren. Ein Witterungsvermögen auf größere Entfernungen hin kommt demnach *Dytiscus* nicht zu.

Bei manchen Insekten, unter denen auch die Käfer eine ganze Reihe von Vertretern stellen, benachrichtigen sich die über ein größeres Gebiet verstreuten Geschlechter durch Tonsignale von ihrem Standort. Ich erinnere an das Klopfgeräusch der Anobien, an die Stridulationsapparate von *Oryctes*, *Elaphrus* und vor allem an die Curculioniden und Cerambyciden. Letztere stridulieren fast alle und erwiesenermaßen zum großen Teil zur Herbeilockung des andern Geschlechts. Auch *Dytiscus* besitzt die Fähigkeit, Töne zu erzeugen und zu hören. Seine Lautäußerungen stehen auch in Beziehung zum Geschlechtsleben, ich kann aber mit Bestimmtheit versichern, daß beim Sichsuchen und Finden zum Paarungsakte weder diese noch andere Geräusche eine Rolle spielen. Über ihre mutmaßliche Bedeutung werde ich an andrer Stelle zu berichten haben.

Es bliebe zu untersuchen, ob ein besonders hoch differenzierter Gesichtsapparat den Geschlechtern die Erkennung auf weite Strecken ermöglicht. Auch diese Frage muß verneint werden. Der Gelbrand sieht im Vergleich zu andern Coleopteren in der Luft verhältnismäßig gut, im Wasser aber nach RÉGIMBART (1877, p. 270) kaum 15—20 cm, nach allen Erfahrungen keinesfalls weiter als etwa 50 cm.

Da unseres Wissens keine anderen Sinnesqualitäten als die aufgeführten und nach dem Gesagten in dieser Richtung nicht wirksamen, die Beziehungen zwischen den Tieren und den ihnen nicht unmittelbar erreichbaren Objekten regeln, dürfen wir annehmen, daß bei *Dytiscus*

die Geschlechter sich auf größere Entfernungen hin nicht zu erkennen vermögen.

Damit stimmen die Erfahrungen der Praxis überein. Nie beobachtet man ein Männchen aus bedeutender Entfernung auf ein Weibchen zuschwimmen. Bei mehr als 1/2 m Abstand sind die Geschlechter für einander nicht vorhanden. Stunden- und tagelang kann ein Pärchen in einem Hektoliter Wasser während der Hauptbegattungszeit gehalten werden, ohne daß das Männchen von der Anwesenheit des andern Geschlechts Kenntnis zu erhalten scheint, so lange es eine bestimmte Näherungsgrenze zum Weibchen nicht überschreitet. Diese Witterungsgrenze liegt bei etwa 20 bis 30 cm. Hat ein paarungslustiges Männchen sich bei seinen Streifzügen im Wasser einem Weibchen bis auf diese Distanz genähert, so scheint sich seiner eine gewisse Aufregung zu bemächtigen. Die Fühler beginnen zu spielen, die Schwimmbewegungen werden schneller, und plötzlich stürzt sich der Käfer von oben her auf das Weibchen, um sich blitzschnell auf diesem zu verankern.

Als reizperzipierende Organe sind bei diesem Spür- und Erkennungsprozeß die Apparate des Gesichtssinnes, des Geruchs und des von letzterem im Wasser nicht zu trennenden Geschmacks anzusehen. (Nagel 1894). Sie scheinen sich in diese Aufgabe zu teilen und je nach den äußeren Umständen verschieden stark beteiligt zu sein. Das eine Mal deutet das Verhalten des Männchens, das Spiel der Fühler und Taster und die Unsicherheit in der Richtung der Schwimmbewegungen darauf hin, daß das Tier zunächst nur von einem chemischen Reiz getroffen wurde, der es von der Gegenwart des Weibchens benachrichtigte. Erst später gesellt sich diesem ein auf das Auge fallender Reiz hinzu, der dem Käfer den Standort des Weibchens verrät und durch zielbewußte Schwimmbewegungen beantwortet wird. So scheint der Vorgang in der Regel sich abzuspielen, wenn das Weibchen sich ruhig verhält.

Einschalten möchte ich hier, daß der Beobachter oft den Eindruck erhält, die unten auf 20—30 cm normierte Witterungsgrenze schwanke von Fall zu Fall. Eine Erklärung ist indessen unschwer zu finden. Die Organe des chemischen Sinnes werden durch im Wasser verteilte Duftstoffe erregt. Diese verteilen sich jedoch nicht wie in der Luft in konzentrischen Kreisen mit nach außen zu abnehmender Intensität, sondern ziemlich unregelmäßig und, wie es scheint, mehr in einer Ebene (Nagel 1894). Kommt noch die Wasserströmung hinzu, so kann auf der einen Seite in größerer Entfernung, als der normalen Witterungs-

grenze entspräche, die Intensitätsgrenze noch nicht überschritten sein, das Männchen also von der Gegenwart des Weibchens benachrichtigt werden, während auf der entgegengesetzten Seite in bedeutend größerer Nähe keine weiblichen Duftstoffe sich befinden.

Ein andres als das bisher geschilderte Verhalten zeigt das Männchen, wenn statt der Organe des chemischen Sinnes das Gesicht primär erregt wird. Es stürzt sich plötzlich und unvermittelt auf das Weibchen und ergreift es, um es erst nachträglich lebhaft mit den Fühlern zu betasten. Es hat mit dem Auge das Weibchen wahrgenommen, sogleich sich seiner bemächtigt und dann erst seine Identität sichergestellt. Als eine Äußerung des Tastsinnes darf das direkte Berühren des Weibchens mit den Fühlern wohl kaum gedeutet werden. Es dürfte sich um Betätigung des chemischen Sinnes handeln, da gerade die Fühler zahlreiche Geruchsorgane tragen und ganz allgemein der Tastsinn für die Erkennung der Geschlechter bei den Insekten fast bedeutungslos ist. Im zuletzt besprochenen Falle besteigt das copulationseifrige Tier zuweilen den Vertreter einer fremden Art oder gar ein Männchen, um dann jedoch beim Gebrauch der Fühler seinen Irrtum in der Regel schnell einzusehen und von ihm abzulassen. Diesen Fall beobachtete ich nicht selten, wenn das erwählte Opfer sich bewegt und dadurch die Aufmerksamkeit des Männchens erregt hatte.

Daß beim Ergreifen des Weibchens der chemische Sinn neben dem optischen eine Rolle spielt, geht außer dem geschilderten Verhalten vor und nach dem Besteigen noch aus seinem Benehmen beim Verfehlen oder Entkommen des Weibchens hervor. Der Käfer schwimmt dann oft längere Zeit, bis zu einer halben Minute, aufgeregt und schnell in den verschiedensten Richtungen wie suchend umher, vibriert dabei lebhaft mit den Fühlern und hält den Mund geöffnet, die Taster weit vorgestreckt, arbeitet also gerade mit den Apparaten, welche die Geruchs- und Geschmacksorgane tragen. Es verdient, hervorgehoben zu werden, daß nach meinen Erfahrungen die Witterungsgrenze für im Wasser vorhandene Nahrung und Geschlechtsduft ungefähr zusammenfallen. Ich sehe darin eine weitere Bestätigung meiner Ansicht, daß es sich in beiden Fällen um die Betätigung gleicher Sinnesqualitäten handelt.

Nach allen meinen Beobachtungen nehme ich an, daß den Weibchen des *Dytiscus* ein besonderer Geschlechtsduft zukommt, der die Männchen leitet, für uns aber kaum wahrnehmbar sein dürfte. Auch sind uns bisher spezifische Drüsenapparate der Gelbrandweibchen, die etwa den Duftschuppen der Schmetterlinge physiologisch gleichwertig

wären, nicht bekannt geworden. Ein Versuch, die Männchen durch das Secret der weiblichen Pygidialdrüsen zu erregen, mißlang.

Der suchende und die Vereinigung der Geschlechter einleitende Teil ist bei *Dytiscus* stets das Männchen. Ich erwähne das, weil uns von einigen Tagfaltern das Gegenteil (Seitz 1894, S. 829) bekannt ist.

Der Paarungsakt.

Das *Dytiscus* ♂ überfällt sein ♀ von oben her, ergreift es mit den Vorder- und Mittelbeinen, stellt sich mit ihm in gleicher Richtung ein und verankert sich auf dem Rücken des überraschten Tieres so schnell, daß es dem Auge des Beschauers kaum möglich ist, den Bewegungen im einzelnen zu folgen. Plateau (1872) will beobachtet haben, daß das von der Seite her auf das Weibchen zustürzende Männchen sich zunächst mit den Krallen der Vorderbeine in den Furchen der Elytren verhakt und dann erst durch eine schnelle Wendung die definitive Lage gewinnt (vgl. auch v. Kiesenwetter 1873, S. 230). Ich registriere diese Angabe, ohne zu ihr Stellung zu nehmen. Die Nachprüfung würde eine Wiederaufrollung der Frage nach der Leistung der Elytrenfurchen bedeuten, deren Natur ich an andrer Stelle zu behandeln gedenke. Hier sei nur auf einen Umstand aufmerksam gemacht, der mir die Bedeutung der Leisten als Klettersprossen einzuschränken scheint. Die Männchen haben beim Ergreifen der ungefurchten Weibchenvarietät keine Schwierigkeiten, und während der eigentlichen Copula kommen die Furchen als haftfördernd auch bei den gefurchten Formen nicht in Frage. Die Saugnäpfe der Männchen treten mit ihnen, entgegen der Meinung älterer Autoren (Preudhomme 1868—1869, p. 111; Sahlberg 1880, S. 166), das sei besonders betont, nicht in Verbindung. Die Haftscheiben der schräg nach vorn gerichteten Vorderbeine werden den seitlichen Randpartien der Halsschildoberfläche aufgedrückt derart, daß die Krallen den Thoraxrand noch mit umklammern. Seltener kommen die Tarsen auf den Kopf des Weibchens zu liegen und verdecken die Augen. Zuweilen übergreifen sie und auch die Tibien den thorakalen Seitenrand und werden sternalen Partien aufgelegt. Die weit nach hinten ausgestreckten Mittelbeine umgreifen mit ihren Krallen den Seitenrand der Elytren etwa dort, wo ihr verwaschener gelber Schrägstreif ansetzt. Die Tarsen liegen den Flügeldecken selbst auf in ihrem furchenfreien Abschnitt. Fig. 9 dient lediglich der Veranschaulichung dieser Lageverhältnisse (vgl. auch Joseph 1870, S. 146—150). Die Hinterbeine des Männchens

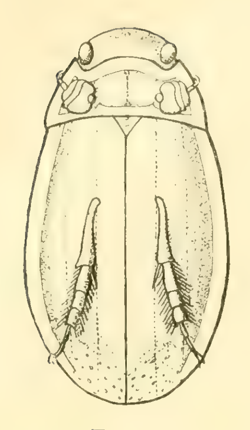


Fig. 9.
Stellung der männlichen Vorder- und Mittelbeine auf dem Rücken des Weibchens während der Copula. (Unter Anlehnung an RÉGIMBART, 1877, Fig. 10.) Vergr. 1 1/2 mal.

nehmen an der Verankerung nicht teil und bleiben frei beweglich. Der männliche Kopf kommt über den Prothorax des Weibchens zu liegen, so daß sein Leibesende etwas über das des Weibchens hinausragt. Die ebenso wie die vier nachfolgenden Abbildungen nach dem Leben gezeichnete Fig. 10[1] gibt ein Pärchen unmittelbar nach seiner Vereinigung in der eben beschriebenen Stellung wieder, die beide Käfer im wesentlichen während des ganzen Begattungsaktes beibehalten. Die gegenseitige Lage der Geschlechter ist im Prinzip der von den Coleopteren gewöhnlich bei der Paarung gewählten gleich, die Verankerung der Individuen miteinander indessen dank der hervorragend ausgebildeten Saugnäpfe an den Vorder- und Mittelbeinen (s. TÖRNE 1910 und BLUNCK



Fig. 10.

Fig. 10—14. Nach photographischen Aufnahmen gezeichnete Momentbilder aus dem Paarungsakt des »Gelbrands«. Wenig vergrößert.

Fig. 10. Das Männchen durchrudert das Wasser mit dem vor kurzem ergriffenen Weibchen, das bereits seine Extremitäten eng an den Leib gezogen trägt. Schräg von vorn gesehen.

[1] Fig. 10—14 wurden an der Hand von meinen am lebenden Objekt gewonnenen Photographien, die sich als solche zur Reproduktion nicht eigneten, durch einen Berufszeichner ausgeführt. Leider hat stellenweise zugunsten der Plastik in der Wiedergabe die Korrektheit der Details gelitten.

1912) außergewöhnlich fest. Mit Hilfe dieser Saugscheiben trotzt das *Dytiscus* ♂ der Gefahr des Abgleitens in dem schlüpfrigen Element und vereitelt die Befreiungsversuche seines Weibchens. Während z. B. bei dem mit weniger guten Haftapparaten ausgerüsteten *Colymbetes* das Paar sich nicht selten vorzeitig trennt, gibt *Dytiscus* die Vereinigung fast nie vor der Übertragung des Sperma wieder auf.

Von der unter den Kerfen ziemlich allgemein gültigen Regel, daß das Weibchen sich nicht sogleich dem Bewerber ergibt, macht auch *Dytiscus* keine Ausnahme. Kämpfe der Männchen untereinander um ein Weibchen, von denen man bei Hirschkäfern berichtet hat, und Liebesspiele vor der Vereinigung der Geschlechter, wie sie bei Lepidopteren zur Beobachtung kommen und durch Rühl (1886, *Nacerdes rufiventris* Scop.) und Weber (1902, S. 335—337, *Lucanus cervus*) auch bei Käfern berichtet wurden, treibt der »Gelbrand« nicht. Es erscheint mir gezwungen, Versuche der Weibchen, sich vor den Männchen im Pflanzengewirr zu verbergen, in dieser Weise zu deuten. Eigentümlich ist allerdings, daß nicht nur bereits begattete Weibchen, sondern auch noch jungfräuliche Individuen jeder Begegnung mit einem Männchen aus dem Wege zu gehen suchen. In der Regel wird das Weibchen so schnell von seinem Bewerber überrascht, daß die definitive Verankerung schon beendet ist, wenn es versucht, sich dieser durch Flucht zu entziehen. Das überfallene Tier bemüht sich stets zunächst, das Männchen durch heftige Bewegungen abzuschütteln. Im freien Wasser erstrebt es eine Befreiung durch kräftige Ruderstöße, im Pflanzengewirr klammert es sich an Halmen und Blättern an, um klimmend die Oberfläche und das Land zu gewinnen. Das Männchen dagegen sucht seinerseits mit verschiedenen Mitteln das Weibchen gefügig zu machen.

Die sogleich nach der Ergreifung einsetzenden wilden Schwimmbewegungen, mit denen das Paar ziellos das Wasser durcheilt, bald am Grunde entlang streichend, bald die Oberfläche des Wassers mit den Beinen peitschend[1], werden nach kurzer Zeit durch eine andre Tätigkeit des Männchens abgelöst. Durch Strecken und Beugen der Mittelbeine im Wechsel und gleichlaufende Ruderstöße abwechselnd mit dem linken und rechten Hinterbeine versetzt es das Weibchen in eine höchst eigenartige Schüttelbewegung, die einmal die Ruderarbeit

[1] Noch ungestümer verhält sich *Colymbetes*, bei dem ebenso wie bei *Cybister* (n. Régimbart l. c.) das Pärchen sich unter ständigem Saltoschlagen durch das Wasser wälzt.

der Partnerin aufhebt, gleichzeitig aber als geschlechtlicher Reiz wirken mag. Diese seltsame Behandlung des Weibchens fiel bereits Régimbart (1877) und Dankler (1900, S. 311) auf und scheint unter den Käfern eine weitere Verbreitung zu besitzen. Ich beobachtete sie auch bei *Acilius* und *Colymbetes*, und Heider (1889) berichtet über ähnliche Bewegungen bei *Hydrophilus*. Wie bei letzterem so stehen auch bei *Dytiscus* die Schüttelbewegungen in Beziehungen zu eigenartigen Lautäußerungen. Jeder Wrickstoß des Männchens wird von einem klopfenden oder knackenden Geräusch begleitet, das mehr oder weniger laut, zuweilen auf mehrere Schritte Entfernung wahrnehmbar sein kann. Die Entstehungsweise der Töne ist bis heute unbekannt geblieben. Als ich zum ersten Male auf die Erscheinung aufmerksam wurde, nahm ich an, daß sie durch zufällige Stöße der Käfer gegen die Gefäßwand hervorgerufen sei, wobei in der Tat ganz ähnliche Laute hörbar werden. Ich kann aber mit Bestimmtheit versichern, daß das eigentümliche Klopfen auch dann ertönt, wenn sich die Käfer freischwimmend mitten im Wasser aufhalten. Haupt, der etwa gleichzeitig mit mir auf die Lautäußerungen des Gelbrandes aufmerksam wurde und darüber 1907 in einem anschaulichen Aufsatz »Zur Biologie des Gelbrandes« berichtet, vertritt auf meine Anfrage hin in einer brieflichen Mitteilung die gleiche Auffassung: »Als ich das Klopfen hörte, meinte ich erst, die Tiere seien gegen die Eimerwandung gestoßen, doch war das nicht der Fall, da sie mitten im Wasser schwebend, d. h. an der Oberfläche den Ton hervorbrachten.« In dem zitierten Aufsatz wird auch eine Erklärung für das Zustandekommen der Töne gegeben: »Ich . . . entdeckte zu meinem Erstaunen, daß die Käfer den Laut hervorbrachten, und zwar in der Weise, daß der Rücken des Weibchens gegen das Brustschild des Männchens stieß.« Von andrer Seite ist bisher auf das Klopfgeräusch des Gelbrandes nicht aufmerksam gemacht worden. Kraft (1907, S. 515) hat den Begattungsvorgang beobachtet, »ohne daß das erwähnte Klopfen stattfand«. Nur bei Schiödte (1841, S. 412) finde ich eine vielleicht hierher zu stellende Notiz. Schiödte berichtet, daß er ein einziges Mal, mitten in der Nacht, ein ♂ von *Dytiscus marginalis* einen ziemlich starken Laut hervorbringen hörte, ganz verschieden von dem des *Acilius* und *Ilybius*, aber vollkommen dem gleichend, »som fremkommer ved langsomt at optraekke et Uhr.« In der Tat kann man für das Klopfgeräusch des Gelbrandes keinen besseren Vergleich finden als dem mit dem langsamen Aufziehen einer Taschenuhr. Trotzdem ist es zweifelhaft, ob es sich in dem von Schiödte registrierten Fall um dasselbe handelt, wie hier in Rede steht. Ich hörte

die Klopftöne nur, während der Käfer sich in Copula befand, und der dänische Autor scheint von einem isolierten Männchen zu sprechen. — In die Entstehung der Laute konnte auch SCHIÖDTE keine Einsicht gewinnen, er äußert nur die Vermutung, daß die quergestreiften Platten, welche die Seitenwände des 2. Tergits auszeichnen, durch die aus den Stigmen dieses Segments ausströmende Luft in Schwingung versetzt werden können. Ich muß gestehen, daß ich schon, bevor mir SCHIÖDTES Werk in die Hände kam, geneigt war, in den besagten Platten Lautapparate zu sehen, glaube indessen, daß der Käfer mit ihnen eher stridulieren oder summen als Klopfgeräusche hervorbringen kann. Mit dem später zu erwähnenden, durch Reiben der Hinterbeine an den Genitalien hervorgerufenen Scharrlauten haben aber auch die SCHIÖDTEschen Platten nichts zu tun.

Die beschriebenen Klopflaute hörte ich bei *Dytiscus marginalis* L., *D. circumcinctus* Ahr. und besonders deutlich bei *D. dimidiatus* Bergstr., zweifle indessen nicht, daß sie auch den übrigen Arten der Gattung zukommen. Bei den kleineren Dytisciden beobachtete ich sie bis jetzt nicht und suchte auch mit wenig Erfolg in der Literatur nach Angaben über ähnliche Tonsignale bei andern Coleopteren. Lautäußerungen bei Wasserkäfern sind allerdings durchaus nichts Seltenes und außerdem recht mannigfaltiger Art. Ich erinnere an das seit langem bekannte scharrende oder knarrende Geräusch, durch das ein beunruhigter *Hygrobia tarda* Hrbst. (*Pelobius Hermanni* Oliv.) zu schrecken sucht (vgl. BURMEISTER 1832, Bd. I, p. 508 und SCHIÖDTE l. c.). *Hydaticus* zirpt, wenn er belästigt wird (REECKER l. c.). Auch der große *Hydrous piceus* L. läßt im Fraße gestört oder anderweitig belästigt ein mißfälliges Knurren hören (vgl. auch WASMANN 1888, S. 154). Von dem »singenden« *Acilius* berichten bereits die älteren Autoren, wie FRISCH (1732, 10. T., Vorrede), ERICHSON (1832), APETZ (1839, S. 173—174) und LACORDAIRE (1854, p. 406 Anm.). Dieser Käfer summt bei mißlicher Lage im Wasser, teilt aber auch die Eigenschaft der größeren Dytisciden, vor allem der Hauptgattung *Dytiscus* (SCHENKLING 1897, S. 277—280, SOPP 1901, S. 118—119, HAUPT l. c. und HESSE 1910, S. 636), bei den Flugvorbereitungen einen brummenden Ton zu erzeugen (über *Ilybius* s. SCHIÖDTE l. c., über *Colymbetes* LAKER 1878, S. 21). In allen diesen Fällen stehen die Lautäußerungen aber in keinen Beziehungen zum Geschlechtsleben der Käfer. Nur *Hydrophilus* soll, wie bereits oben erwähnt wurde, während der Copula Töne hören lassen. HEIDER (1889, S. 2) berichtet von »knarrenden« Geräuschen, welche die Penis-einführungen und die Ruderstöße begleiten, durch die das Männchen

sein Weibchen in eine schaukelnde Bewegung versetzt. Die Laute werden also unter denselben Bedingungen hörbar, wenn bei *Dytiscus* die Klopfgeräusche ertönen. Trotz der geringen Verwandtschaft der beiden Käfer ist vielleicht an eine gleiche Entstehung der Töne zu denken, doch kann darüber zurzeit noch nichts Bestimmtes ausgesagt werden, da die lauterzeugenden Apparate bei *Hydrous* nicht einwandfrei klargestellt sind. Genügend bekannt sind unter den Wasserkäfern nur die Tonapparate der *Hygrobia* (s. Burmeister l. c., Erichson, Schmidt 1841, S. 10, Landois, Darwin, Sharp, Reecker 1890, Schenkling l. c., Gahan 1900 und Hirsch 1904, S. 90) und des *Cybister* (s. Crotch, Schenkling l. c. und Hirsch l. c.). Die Fülle der Angaben über Lautorgane bei andern Schwimmkäfern birgt wenig Zuverlässiges. Ob außer den von Kolbe (1877, S. 20) für Hydrophiliden die von Reecker (l. c.) für sämtliche Dytisciden als Raspelapparat gedeutete Riffelstruktur der Flügelrandader mit der Tonerzeugung in Beziehung gebracht werden darf, ist zum mindesten zweifelhaft. Es ist festgestellt, daß nahezu alle Käfer und somit viele, die gar nicht mit Tonerzeugung begabt sind, die gleiche Aderstruktur aufweisen (s. Kirby und Spence 1828, Bd. III, S. 625, Hoffbauer 1892, S. 590 und Sopp 1901 S. 118 bis 119).

Was nun die Klopflaute des *Dytiscus* anbetrifft, so sei zunächst bemerkt, daß bei ihrer Erzeugung weder die Reeckersche Flügelleiste noch irgend ein andres bisher als Lautapparat genanntes Organ in Frage kommt. Die Auffindung der Tonquelle wird dadurch erschwert, daß diese kein spezifisches akustisches Instrument, wie etwa die Zirpfeilen der Lokustiden darstellt. Ich mußte mich lange auf die Feststellung beschränken, daß den Hauptschen Angaben ein Beobachtungsfehler zugrunde liegt: der männliche Thorax tritt mit dem Weibchen, wie der genannte Autor brieflich auch als möglich zugibt, während der Lauterzeugung nicht in Berührung. Das Weibchen verhält sich durchaus passiv. Der Ton entstammt also dem männlichen Tiere und entsteht, so erkannte ich später, im Bereich der Hinterbeine. Von der Bewegung aller übrigen Organe zeigen sich die Klopflaute unabhängig, dagegen wird jeder Wrickstoß eines Schwimmbeines von dem beschriebenen Knipsen oder Knacken begleitet. Diese Wrickstöße sind nun dadurch charakterisiert, daß sie mit starr ausgestreckter Extremität erfolgen, und unterscheiden sich von einem gewöhnlichen Schwimmzug ferner, weil das Bein zwar sehr energisch, aber nur mit kurzem Ausschlag nach hinten geführt wird. Tarsus gegen Tibia und Tibia gegen Femur bewegen sich also nicht, der Drehpunkt der Extremität liegt im Femur-

Coxagelenk. (Coxa und Rumpf stehen am Hinterbein des *Dytiscus* bekanntlich in starrer Verbindung!), und somit ist auch hier die Tonquelle zu suchen. Da gerade Femur und Coxa bei einer ganzen Reihe lautgebender Käfer die Träger von Tonapparaten sind (1. Beinpaar bei *Siagona* (Carabide), *Phonapate* (Bostrych.) — 2. Paar: Larven der Lucaniden, Passaliden, Geotrupiden — 3. Paar: *Geotrupes, Typhoeus, Heliocopris, Macraspis* (Rutelid.), *Heteroceridae, Oxycheila* (*Cicind.*), *Cacicus americanus* (Heterom.), *Prionidae* und *Cerambycidae*) habe ich bei *Dytiscus* an diesen Partien lange und vergeblich nach einem als Lautorgan aufzufassenden Apparat gesucht, bis mir ein Zufall des Rätsels Lösung brachte. Ein spezifischer Lautapparat ist beim Gelbrand nicht vorhanden: der Knack- oder Ticklaut kommt dadurch zustande, daß der energisch nach hinten und unten geführte Femur dem ihm vom Trochanter entgegengesetzten Widerstand überwindet und mit seinem Hinterrand die scharfe Vorderkante des Schenkelringes überspringt, um bei der Rückbewegung allmählich und ohne Tonerzeugung in die Normallage zurückzugleiten. Einmal seiner Entstehung nach erkannt, läßt sich das Klopfen des *Dytiscus* unschwer experimentell erzeugen, indem man beim lebenden Käfer ein Schwimmbein unter leichtem, ventral gerichteten Druck nach hinten führt. Das physikalische Problem der Lauterzeugung ist das gleiche wie bei der Auslösung des Tickens oder Knackens durch das Aufziehen der Taschenuhr, und damit erklärt sich auch die obenerwähnte Ähnlichkeit des Geräusches bei beiden Erscheinungen.

Ihrer biologischen Bedeutung nach dürften die Klopftöne des Gelbrandes als akustische Reizmittel, als »Aufforderung an das Weibchen zur Vornahme des Geschlechtsaktes« aufzufassen sein. Ich kann die Angabe HAUPTS nur bestätigen, daß nach dem jedesmaligen Klopfen die Begattungsorgane besonders lebhaft vorgeschoben werden. Auch SCHIÖDTE (l. c.) sieht übrigens in den Klopflauten Locktöne des Männchens.

Sexueller Natur wie das Klopfgeräusch sind zweifellos auch die lebhaften Fühlerschläge, mit denen das Männchen den Kopf des Weibchens oft unter Zuhilfenahme der Taster bearbeitet. Derartige Zärtlichkeiten sah WEBER (1902) auch bei *Lucanus cervus* und GADEAU DE KERVILLE (1900, p. 101—107) bei *Rhagonycha fulva* Scop.

Gelingt es dem *Dytiscus* ♀ trotz der Gegenwehr des Männchens das Land zu erklimmen, so gerät letzteres in außerordentliche Erregung. Die Schüttelbewegungen werden verstärkt, und das Tasten der Fühler

wird durch die kräftigen Mandibeln abgelöst, die Stirn und Augen des Partners hörbar bearbeiten. Ich sah sogar ein Männchen sein Weibchen nicht freigeben, als dieses aus dem Aquarium auf die Tischplatte gelangte. Zehn Minuten etwa wälzten sich die Tiere auf der glatten Unterlage umher. Und als ich das Weibchen zur besseren Beobachtung mit den Fingern faßte und vor die Lampe hielt, setzte das Männchen noch eine volle halbe Stunde trotz der sonst gefürchteten grellen Beleuchtung seine Begattungsversuche fort.

Die im allgemeinen recht scheuen Tiere lassen sich bei Ausübung der Copula nur schwer stören, sind sogar gegen Verletzungen fast unempfindlich, eine Eigentümlichkeit, die ziemlich verbreitet und bei Faltern ja allgemein bekannt ist. Ich konnte RÉGIMBARTS Beobachtung (1877) bestätigen, daß man einem Männchen während des Höhepunktes sexueller Erregung das Abdomen abtrennen kann, ohne daß das Tier das Weibchen verläßt. Die Reaktion auf den Eingriff tritt erst nach einer Minute und später ein. Geringere Beunruhigung, wie Berührungen mit der Hand, Transport der Tiere unter Wasser von Gefäß zu Gefäß u. dgl. haben selten eine Trennung der Tiere zur Folge. Die Geschlechter finden sich sogar unmittelbar nachdem sie die Hand des Fängers verlassen haben, in den in ständiger Bewegung gehaltenen Transportgefäßen zusammen.

Nach dem über den Erfolg künstlicher Störungen des Geschlechtsverkehrs Gesagten wird es nicht auffallen, daß die Befreiungsversuche des Weibchens fast stets negativ auslaufen. In der Regel gibt das Tier nach wenigen Minuten, zuweilen aber auch erst nach Stunden, den Widerstand auf und zieht alle Glieder eng an den Körper. Der Kopf wird abwärts gebeugt, die zurückgeschlagenen Fühler wie die Beine unter der Brust geborgen. Nur die Tarsen der Hinterbeine sind dorsal aufwärts geschlagen und kommen unter die Mittelbeine des Männchens zu liegen (vgl. Fig. 10). In dieser Lage verharrt das Tier regungslos bis zur Beendigung des Aktes, nachdem es den Geschlechtsorganen des Männchens den Weg zur Scheide geöffnet hat. Zu dem Zwecke wird das 8. Sternit etwas ventral gekrümmt, so daß die seitlich ein wenig auseinander weichenden Hälften des 9. Sternits, die durch Blutflüssigkeit geschwellten »Genitalklappen« DEMANDTS (1912), sichtbar werden und zwischen sich die Spitze des Legesäbels erkennen lassen. Es darf weiter aus später zu bringenden Gründen gefolgert werden, daß gleichzeitig der Oviduct mit seinem freien Teil aus dem ihn in der Ruhe bergenden Legesäbel wie bei der Legetätigkeit (s. Fig. 6) herausklappt. Dabei ist jedoch zu beachten, daß entgegen den An-

gaben STEINS (1847 S. 74) der weibliche Apparat jetzt nicht aus dem Körper heraustritt.

Sobald das Weibchen seine Befreiungsversuche aufgibt und oft schon früher wird der männliche Apparat sichtbar und sucht den Weg zu den Organen des Weibchens zu finden. Die stark geschwollenen Parameren werden ventral und nach vorn geklappt und umklammern das 8. Sternit des Weibchens von unten. Fig. 11 und 12 geben ein Bild von der Lage der Parameren zum weiblichen Abdomen bei diesen Vorbereitungen zur Spermaübertragung. Fig. 11 zeigt beide Käfer von der Seite gesehen und in Atemstellung an der Oberfläche hängend. Der männliche Apparat ist nur wenig ausgestülpt.

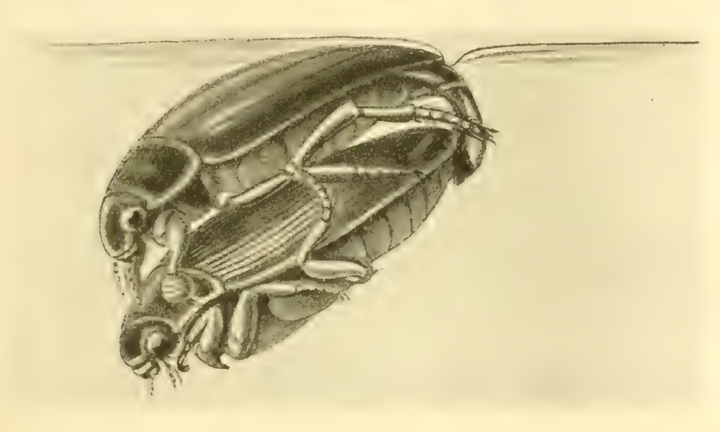


Fig. 11.

Austritt der Parameren. Das ♂ beklopft mit den Fühlern den Kopf des ♀ und bürstet mit den Borsten der Schwimmbeine seine Genitalien. Die Tiere hängen in Atemstellung an der Wasseroberfläche und sind von der Seite gesehen.

In Fig. 12 sind die Käfer schräg von hinten und unten aufgenommen. Die Parameren umgreifen weit die letzten Leibesringe des Weibchens und fixieren diese, so daß der in den Bildern von den Parameren verdeckte Penis, der stets mit diesen zusammen austritt, in die Spermatophorentasche eingeführt werden kann, um sich zwischen die beiden Blätter des Legesäbels zu betten. Über der Erreichung dieses Zieles verstreichen indessen oft mehrere Stunden, nach RÉGIMBART bis zu zwei Tagen (1877, S. 268), vor allem dann, wenn das widerwillige Weibchen den Genitalapparat geschlossen hält und mit den Hinterbeinen den Penis des Männchens abwehrt. Man sieht den Käfer den Penis immer erneut ein- und ausführen, während die Bürsten an den Tarsen der Hinterbeine zur Erhöhung der geschlechtlichen Erregung an den Para-

meren und den letzten Abdominalsegmenten (s. Fig. 11) entlang streichen, und dadurch ein weithin hörbares scharrendes Geräusch erzeugen. Die gleiche Erscheinung beobachtete ich auch bei *Colymbetes*. [Bei *Hydrophilus* sollen nach HEIDER (1877?) ähnliche auffallende Bewegungen zu beobachten sein, indessen nimmt hier das sich im übrigen wie bei *Dytiscus* passiv verhaltende ♀ diese Tätigkeit der Hinterbeine dem ♂ ab.]

Von Zeit zu Zeit werden die Copulationsorgane fast ganz in den Körper zurückgezogen und das ermattete Männchen strebt, in die Atemstellung am Wasserspiegel zu gelangen. Sein Sauerstoffbedürfnis



Fig. 12.

Nur wenig späteres Stadium als Fig. 11. Die Parameren sind weit herausgetreten und umklammern die letzten Leibesringe des Weibchens. Das ♂ rudert. Schräg von hinten und unten gesehen.

ist — und darauf machte bereits VON FRICKEN (1888, S. 32) aufmerksam — zur Zeit der Begattung ganz außerordentlich gesteigert. Während die Männchen normalerweise nicht häufiger als etwa alle 20 Minuten ihren Luftvorrat erneuern, verbringen die Tiere reichlich die Hälfte der zur Copulation benötigten Zeit in Atemstellung. Bemerkenswert ist indessen, daß bis zur Übertragung des Samens das Männchen dem Weibchen keine Gelegenheit zur Auffrischung der Atemluft gibt. Das sauerstoffbedürftige Männchen rudert, das Weibchen mit sich tragend, unter kräftigen Stößen der Schwimmbeine an die Oberfläche, wo die Adhäsionskräfte genügen, die Tiere am Wasserspiegel schwebend zu erhalten. Damit ist nicht gesagt, daß jedes an der Oberfläche stehende

Pärchen auch die Atemstellung einnimmt. Gewöhnlich berührt nicht die Leibesspitze, sondern die Mitte der Elytren die Wassergrenze, d. h. der über dem Schwerpunkt gelegene Bezirk des Paares. Erst dadurch, daß das ♂ die bislang angezogenen Mittelbeine streckt, gleichzeitig die Vorderbeine scharf beugt und durch diese Bewegung das weibliche Abdomen nach unten drückt, wird das Gewicht der Gruppe mehr nach vorn verlagert, die vordere Körperhälfte des Männchens entsprechend gesenkt und die hintere gehoben, so daß seine Leibesspitze mit der Wasseroberfläche in Berührung kommt. Nunmehr bedarf es nur einer leichten Abwärtskrümmung der letzten Abdominalsegmente, um eine offene Verbindung zwischen Atemhöhle und Atmosphäre herzustellen. Wahrscheinlich spielen bei diesen Vorgängen auch Lageveränderungen im Luftgehalt der Atemkammer durch Bewegungen der Hinterleibsdecke und vielleicht auch Wechsel in der Verteilung des Inhalts der Rectalampulle eine ähnliche Rolle wie bei den Atembewegungen getrennter Individuen. Die Streckung der männlichen Mittelbeine geht oft so weit, daß die Tiere fast im rechten Winkel zueinander stehen, während sich ihre Köpfe berühren (vgl. Fig. 14). Ich lasse es dahingestellt, ob durch die Absperrung des Weibchens von der Atmosphäre, die sich nach meinen Beobachtungen auf Stunden, nach Régimbart (1877) sogar auf Tage erstrecken kann, nur eine Erleichterung der Atemtätigkeit des Männchens erstrebt wird, oder ob gleichzeitig eine physiologische Einwirkung auf das Weibchen beabsichtigt ist. Mechanisch unmöglich ist die gleichzeitige Atemstellung der in Copula verbundenen Tiere nicht, wie ihr Verhalten nach der Anlegung des Begattungszeichens zeigt. Ich habe darüber weiter unten noch zu berichten.

Die Beendigung der Atempause und die Wiederaufnahme der geschlechtlichen Tätigkeit wird vom Männchen in der Regel durch lebhaftes Fühlerspiel eingeleitet und vom Weibchen durch Erweiterung der Genitalspalte beantwortet. Gleichzeitig zieht das Männchen die Mittelbeine an, hebt somit das Abdomen des Weibchens und verlagert sich unter Dilatationen des Abdomens etwas nach hinten. Der Effekt dieser Bewegungen ist eine Näherung beider Leibesspitzen zur Erleichterung einer Vereinigung der Geschlechtsorgane. Die Stellung der Individuen in diesem Moment bringt Fig. 11 zur Darstellung. Die Geschlechtsorgane des Männchens sind bereits wieder ausgetreten, während seine Atemhöhle noch mit der Atmosphäre kommuniziert.

Je länger sich die Tiere in Copula befinden, um so häufiger werden die Atempausen, um so träger die Bewegungen. Der Penis bleibt jetzt

nicht selten minutenlang in den Körper des Weibchens versenkt, ohne daß es indessen zum Samenaustritt zu kommen braucht. Zuweilen senken sich langsam mit dem Wasser mischende Tropfen einer ockergelben Flüssigkeit zu Boden, die aus dem Bereich der Geschlechtsorgane der Tiere austritt und auf ein Drüsenpolster an der Basis des Penis zurückzuführen ist. In seltenen Fällen sah ich gleichzeitig ein schmutzigweißes Secret auftreten und das Wasser trüben (vgl. auch DANKLER 1902, S. 311). Ich glaube nicht, daß es sich um vorzeitig entleerte Samenflüssigkeit handelte; der Nachweis von Spermatozoen gelang mir nicht. Es erscheint mir auch nicht gerade wahrscheinlich, daß es bei

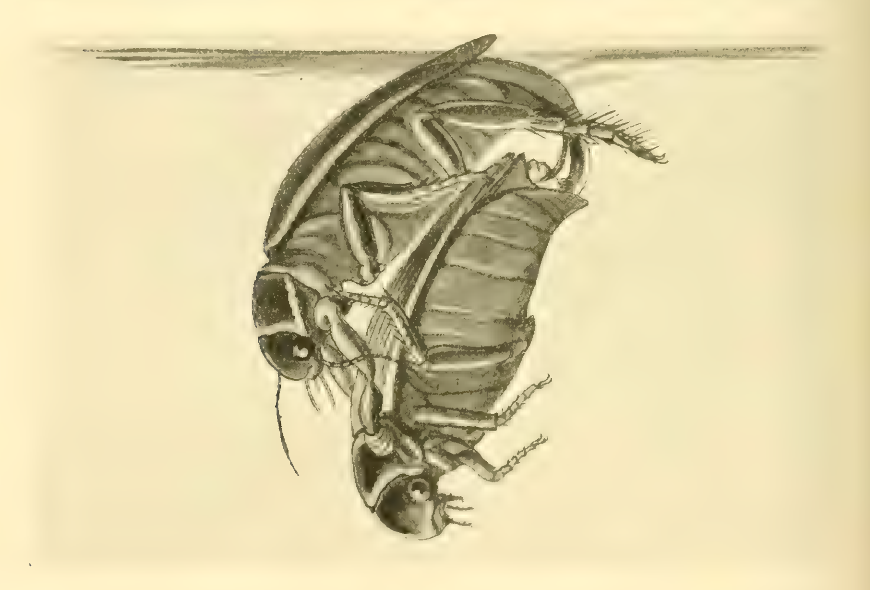


Fig. 13.
Übertragung der Samenmasse in das ♀. Tiere von der Seite gesehen, am Wasserspiegel hängend.

Dytiscus zu einer mehrmaligen Spermaejakulation ohne Austritt von Kittsubstanz kommen kann. Die Prüfung der dem Wasser entnommenen Excretflöckchen deutete vielmehr auf der Rectalampulle entstammende Fäkalien hin.

Nach oft mehrstündigen, von zahlreichen Ruder- und Atempausen unterbrochenen Vorbereitungen erfolgt endlich der Übertritt der Samenmasse. Dieser Moment ist dadurch kenntlich, daß der Penis plötzlich unter stärkster Dilatation aller Leibesringe des Männchens — sogar zwischen Pro- und Mesonotum entsteht ein Millimeter breiter Spalt und die Vorderbeine strecken sich (s. Fig. 13) — bis zur Basis im

Abdomen des Weibchens verschwindet. Gleichzeitig wird das ganze Tier von einer eigentümlichen Erektionsstarre ergriffen: der bisher in ständiger Bewegung begriffene Käfer verharrt minutenlang regungslos. Dabei nehmen beide Individuen infolge der Schwerpunktsverlagerung des Paares eine stärker zum Wasserspiegel geneigte Lage ein, wie es in Fig. 13 zur Wiedergabe kommt. Nach kurzer Zeit tritt — und in diesem Moment wurde die der Fig. 13 zugrunde gelegte Aufnahme gemacht — in der durch das 8. und 9. Sternit des Weibchens gebildeten »Begattungstasche« (»poche copulatrice«, Régimbart 1877, p. 269) eine breiige, leuchtend weiße Substanz auf, die aus dem langsam zurück-



Fig. 14.
Atempause des ♂ nach der Übertragung der Spermatophore, das als weißer Pfropf in der noch nicht geschlossenen »Begattungstasche« des ♀ sichtbar ist. Von hinten gesehen.

weichenden Penis herausquillt und nach und nach den ganzen Raum ausfüllt, um schließlich über den Rand der Tasche zu fließen und teilweise in Fäden ausgezogen zu Boden zu sinken. Die Hauptmasse indessen wird von den Parameren aufgefangen und von diesen gegen die Unterseite des 8. Sternits gedrückt, wo sie als das sogenannte Begattungszeichen erstarrt (s. Fig. 14 und Fig. 15). Nach 5 bis 10 Minuten zieht das Männchen die Geschlechtsorgane ein und sucht die Atemstellung zu gewinnen, in der es geraume Zeit verharrt (Fig. 14).

Die Übertragung der Geschlechtsprodukte des Männchens hat stattgefunden, die Tätigkeit des Männchens ist indessen damit nicht beendet.

Es bleibt ihm noch die Aufgabe, die weit offen stehende »Begattungstasche« (Fig. 14) des Weibchens zu schließen. Parameren und Penis treten bald erneut aus, werden jetzt aber beide von unten und außen gegen das 8. Sternit gedrückt und nähern so langsam die Ränder der Tasche, bis diese völlig geschlossen ist. Diese Arbeit beansprucht für gewöhnlich $^1/_2$ bis 1 Stunde und wird wiederholt durch Atempausen unterbrochen. Bei letzteren ist zu beachten, daß das ♂ nunmehr auch dem Weibchen Gelegenheit gibt, seinen stark verbrauchten Luftvorrat zu erneuern. Der Vorgang vollzieht sich, soweit feststellbar, in der Weise, daß zunächst das Männchen allein in der oben näher ausgeführten Weise die Atemstellung gewinnt. Dann nähert das Tier durch starkes Abwärtskrümmen des Abdomens, durch gleichzeitiges Strecken der Vorder- und Beugen der Mittelbeine die eigne Leibesspitze der des Weibchens und bewirkt dadurch eine Drehung des Paares um die Querachse, so daß beide Tiere nunmehr fast senkrecht zur Wasseroberfläche stehen und eine offene Verbindung zwischen ihren Atemhöhlen und der Atmosphäre hergestellt ist. Der Umstand, daß das Weibchen auf diese Weise ganz ohne eignes Zutun in die Atemstellung gelangt, ist für dieses von hervorragender Bedeutung. Ich konnte experimentell nachweisen, daß bei etwa 12° C. von der Luftzufuhr abgeschnittene Weibchen bereits nach wenigen Stunden außerordentlich ermatten und nach höchstens 20 Stunden nicht mehr imstande sind, zu schwimmen oder die Oberfläche zu erreichen. Sie müssen ersticken, wenn sie nicht durch fremde Hilfe in die Atemstellung gebracht werden. So dürfte durch die stunden- bis tagelange Atemkarenz während der Vorspiele der Begattung das Leben des trotz seiner Bewegungslosigkeit erschöpften Weibchens gefährdet sein, wenn es vom Männchen verlassen würde, ohne daß dieses durch die oben beschriebene Form künstlicher Atmung seine Lebensgeister auffrischte. In zwei Fällen löste ich gewaltsam die Verbindung von Paaren, die seit etwa 24 Stunden in Copula verharrten. Während das Männchen schnell enteilte, sank das Weibchen regungslos zu Boden und erwachte an Land gebracht in dem einen Falle gar nicht, in dem andern nur sehr langsam. Das erste

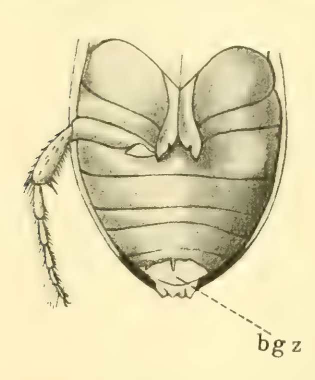


Fig. 15.
Hinterleib eines *Dytiscus marginalis* ♀ mit Begattungszeichen (*bgz*). Von unten gesehen. Vergr. 2 mal.

Weibchen dürfte durch mehrere, kurz aufeinander folgende Begattungen so weit geschwächt gewesen sein, daß es bei der letzten erstickte. Bei dem zweiten Tiere setzten die Atembewegungen relativ bald wieder ein, aber erst nach Stunden gewann der Käfer die Herrschaft über seine Extremitäten zurück. Das Weibchen verhielt sich im einzelnen ganz wie ein vom Erstickungstod errettetes Tier. Dieser Umstand hilft vielleicht die schon von Régimbart (l. c.) registrierte Erscheinung erklären, daß auch nach dem Verschluß der Begattungstasche die Geschlechter ihre Vereinigung noch nicht aufgeben. Ich sah ein ♂ von *Dytiscus punctulatus* noch 22 Stunden auf dem Rücken seines Weibchens verweilen. Während dieser Zeit gibt das Männchen dem Weibchen reichlich Gelegenheit zur Befriedigung seines Sauerstoffbedürfnisses. Die Copulationsorgane werden fast gar nicht mehr ausgeführt, nur zuweilen bestreichen die Parameren flüchtig das bereits erhärtete Begattungszeichen. Die wilden Schüttelbewegungen sind durch ein leichtes Schaukeln abgelöst, in das das Männchen von Zeit zu Zeit sich und das Weibchen versetzt. Die weitaus meiste Zeit wird in der Atemstellung verbracht, oder das Paar rudert, durch langsame Stöße der männlichen Schwimmbeine getrieben, durch das Wasser.

Das Zeichen zur Trennung scheint in der Regel vom Weibchen gegeben zu werden, das anfängt, sich selbständig zu bewegen, wenn nicht schon vorher irgend eine Störung das nach dem Samenübertritt wieder sehr scheue Männchen bestimmt, die Verbindung zu lösen. Durch einen leichten Druck auf die Vorder- und Mitteltarsen werden die Haftscheiben über den Körperrand des Weibchens hinaus verschoben, und ein paar kräftige Ruderstöße, rechts und links im Wechsel, genügen, das Männchen völlig von seinem Weibchen zu lösen. Damit ist jedes Gefühl der Zusammengehörigkeit in beiden Individuen erloschen; in der Gefangenschaft ist es sogar keine Seltenheit, daß das Männchen das ermattete Weibchen als willkommenes Beutestück anfällt und auffrißt, wie ich wiederholt beobachtete.

Die für eine normale Begattung erforderliche Zeit, gerechnet von der Vereinigung bis zur Trennung der Geschlechter, schwankt zwischen wenigen Stunden und 2 bis 3 Tagen. Davon kommen auf die eigentliche Samenübertragung nur höchstens 15 Minuten. Die Dauer der Vor- und Nachspiele scheint neben individuellen Faktoren, die sich unsrer Beurteilung entziehen, hauptsächlich von der Jahreszeit abhängig zu sein. Im allgemeinen bleiben die im Herbst copulierenden Tiere länger vereinigt als die sich im Frühjahr zusammenfindenden Paare. Bei letzteren erfolgt fast immer bereits nach einer Stunde die

Anlegung eines Begattungszeichens, während dieses im Herbst bis zu einem Tag, nach Régimbart (l. c. S. 268) sogar 2 Tage auf sich warten lassen kann. Normalerweise dauern aber auch dann die Vorspiele nur 1 Stunde, in einem Falle wurde die Spermatophore sogar schon nach 15 Minuten übertragen.

Noch in einem andern Punkt macht sich ein Einfluß der Jahreszeit auf den Gang der Begattung bemerkbar. Während im Herbst die Kittmasse den Raum zwischen dem 8. und 9. Sternit ganz ausfüllt und sogar die Ränder der »Begattungstasche« überquillt, um an der Unterseite des 8. Leibesringes zu erstarren, wird in den Frühlingsmonaten bedeutend weniger Secret vom Männchen abgegeben. Zur Anlegung eines äußerlich sichtbaren Begattungszeichens kommt es nach dem März höchst selten, und auch in der »Begattungstasche« des Weibchens sind nur geringe Mengen von Kittsubstanz nachzuweisen. Régimbart (l. c. p. 271), der diese Erscheinung bereits registrierte, glaubt die verminderte Secretabgabe dadurch erklären zu können, daß im Frühjahr: »ce sperme . . . n'a plus besoin d'être emmagasiné, puisque c'est le moment où la ponte va se faire, si elle n'a pas eu lieu déjà.« Diese Deutung befriedigt mich nicht, da es sich bei der Substanz des äußeren Begattungszeichens gar nicht um Spermatozoen handelt, wie ich weiter unten noch ausführen werde. Auch wird im Frühjahr wie im Herbst der eigentliche Scheidenpfropf innerhalb 24 Stunden abgestoßen. Die Erklärung des Phänomens dürfte einfach darin liegen, daß die Kitt- und Samenmasse der Männchen mit fortschreitender Jahreszeit durch die wiederholten Copulationen schneller aufgebraucht als ersetzt wird.

Die Spermatophore und ihre Übertragung in das Weibchen.

Beim Studium des sogenannten »Begattungszeichens« und der Frage nach der Art der Übertragung des Sperma aus dem Penis in das Receptaculum stieß ich auf höchst komplizierte Verhältnisse, deren Schilderung sich der allgemeinen Darstellung der Begattung nicht gut einfügte und daher hier gesondert zur Besprechung kommen soll.

Als »Begattungszeichen« bezeichnen wir mit Japha (1906, S. 87—88) alle jene Bildungen, »in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung, die von den Männchen herrührend, die stattgefundene Begattung so anzeigen, daß sie auch für uns leicht wahrnehmbar sind.« Demnach gehören hierher der bekannte weiße Fleck an der Bauchseite des weiblichen Flußkrebses (s. Rösel 1755 und Leydig 1889), das weiße

Plättchen, welches bei der Spinnengattung *Argenna* bei der Begattung entsteht und den Eingang zur Samentasche deckt (BERTKAU 1889), ein ähnliches Gebilde am Hinterleib der *Acraea* ♀♀ (MÜLLER 1883, S. 415—416), die »membrana crassa sub ano, concava, carinata«, welche LINNÉ (1746) von *Parnassius Apollo* beschreibt, also eine ganze Reihe von Bildungen, die sich auf verschiedene Ordnungen des Arthropodenreichs verteilen, und zu denen sich als Beispiel für Begattungszeichen bei Coleopteren *Dytiscus* gesellt.

Die Angaben über den Hinterleibsanhang der begatteten Gelbrandweibchen gehen bis auf LYONET zurück (1832, S. 111), der sich indessen auf die Feststellung beschränkt: »les femelles ont . . . le dedans de l'ouverture de l'extrémité postérieure de leur corps tout blanc.« Einer etwas eingehenderen Beschreibung unterzieht 1867 (S. III und IX—XI) REICHE das Phänomen, geht indessen über eine nackte Wiedergabe des anatomischen Befundes nicht hinaus. Ausführlich wird die Anlegung der Platte und diese selbst von RÉGIMBART geschildert (1877) in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit über das Geschlechtsleben des *Dytiscus*. Das weiße Secret wird für »sperme coagulé« erklärt. 1891 unterzieht LEYDIG, der sich für den Entdecker des Begattungszeichens bei *Dytiscus* hält (S. 49—52) dieses einem eingehenden anatomischen Studium. Aus der morphologisch gleichen Beschaffenheit der Platte und des Inhalts der Ectadenien folgert er, »daß die accessorischen Geschlechtsdrüsen des Männchen es sind, welche ihr Secret durch die kräftige Muskulatur ihrer Wand nach außen hervorpressen und daß dieses Secret alsdann zur »Platte« auf dem hinteren Bauchring des weiblichen Tieres erstarrt.« Von der Gewalt, mit der das Secret durch die Muskulatur ausgetrieben wird, bekam SCHELVER (1802, S. 222) einen Begriff, der bei der Section eines Gelbrandes die gemeinsame Mündung der Kittdrüsen in den Penis »zufällig« mit der Spitze einer Nadel berührte und »plötzlich eine saidenglänzende weiße klebrichte Flüssigkeit (das Sperma [!]) mit einer außerordentlichen Gewalt, wie den Strahl einer Fontaine auf einen Zoll hoch in die Höhe steigen sah. Die beyden Kanäle . . . zogen sich bey dieser Erscheinung krampfhaft zusammen, und man konnte deutlich sehen, wie sie leer geworden waren.« Nach LEYDIG haben nur ESCHERICH (1894, S. 177—178) und GADEAU DE KERVILLE (1900, p. 101—107) sich noch einmal kurz mit der Frage nach der Herkunft des Begattungszeichens beschäftigt. ESCHERICH führt mit LEYDIG die Erscheinung auf die großen accessorischen Geschlechtsdrüsen zurück, während GADEAU DE KERVILLE mit RÉGIMBART an der Spermanatur der Platte festhält. Der Same wird zu

»Spermatophoren zusammengeschlossen und diese letzteren können, »lorsqu'ils sont abondants, déborder de l'appareil génital de la femelle et adhérer à la partie inféro-postérieure de son abdomen«.

Während somit die physikalische Natur und die Bildungsstätte des Begattungszeichens ziemlich sichergestellt wurde, blieb die biologische Bedeutung des Apparates völlig rätselhaft. Durch Vergleiche mit den Begattungszeichen andrer Arthropoden war nicht weiter zu kommen, da es sich bei diesen Gebilden offenbar um untereinander ganz heterogene Dinge handelt. REICHES Angabe (1876, S. III und IX—XI), daß die zur Überwinterung verurteilten Weibchen »secrètent cet organe pour protéger leurs ovaires ou leurs œufs contre les influences extérieures«, ist durch LEYDIGS und ESCHERICHS Befunde über den Produktionsherd des Begattungszeichens widerlegt worden. Und die Vermutung, daß die copulationseifrigen Männchen durch das weiße Plättchen von den so gezeichneten Weibchen abgehalten werden sollen, ist um so weniger diskutabel, als das »Schutzschild« von den Männchen de facto durchaus nicht respektiert wird. Ich hatte bereits zu erwähnen, daß, wenigstens in der Gefangenschaft, ein Pärchen oft innerhalb weniger Wochen mehrere Copulationen eingeht, und RÉGIMBART (l. c. S. 270—271) erzählt, wie die Männchen mit Hilfe der Hinterbeine und des Penis den Kittpfropf so lange bearbeiten, bis sie die Begattung in normaler Weise vollziehen können. Auch in der Freiheit wird der Schutz gegen die liebeshungrigen Männchen durch den natürlichen Verlust des Begattungszeichens früher oder später illusorisch.

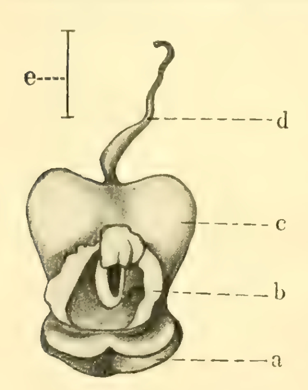


Fig. 16.

Aus der Spermatophorentasche herauspräparierte Spermatophore. Von oben gesehen. *a*, das äußere Begattungszeichen; *b*, die Partie zwischen dem 8. und 9. Sternit; *c*, der von der Spermatophorentasche umschlossene, den Samen beherbergende Hauptteil; *d*, in die Vagina sich fortsetzender Samenfaden; *e*, natürliche Größe der Spermatophore. Vergr. 4mal.

Den Grund für das völlige Versagen sämtlicher Erklärungsversuche seitens der Autoren lehrten mich die eignen Untersuchungen. Sie führten zunächst zu dem überraschenden Resultat, daß das bisher als Begattungszeichen bezeichnete Gebilde nur einen kleinen Teil und zwar den biologisch unwichtigsten der ganzen Erscheinung darstellt, daß deren wesentliche Bestandteile nicht in dem äußerlich sichtbaren Häutchen auf dem 8. Sternit, sondern im Körper des Weibchens zu suchen sind. Öffnet man ein frisch

begattetes Weibchen, so trifft man in der Spermatophorentasche stets ein weißes bis erbsengroßes Gebilde an, dessen ziemlich regelmäßige Form (s. Fig. 16 *c*) durch die Wandungen der Spermatophorentasche bestimmt zu sein scheint; und das sich nach hinten zu (*b*) durch den nur unvollständig geschlossenen Genitalspalt in den Raum zwischen dem 8. und 9. Sternit und weiter in das weiße Häutchen auf der Außenseite des 8. Segmentes (*a*), also in das gemeinhin als Begattungszeichen bezeichnete Gebilde, fortsetzt. Der in der Spermatophorentasche eingeschlossene Teil (*c*) ist festbegrenzt, bilateralsymmetrisch und stellt eine weiße Blase mit ockergelbem Anflug dar, die durch eine in der Sagittalebene einschneidende Furche in zwei annähernd halbkugelige

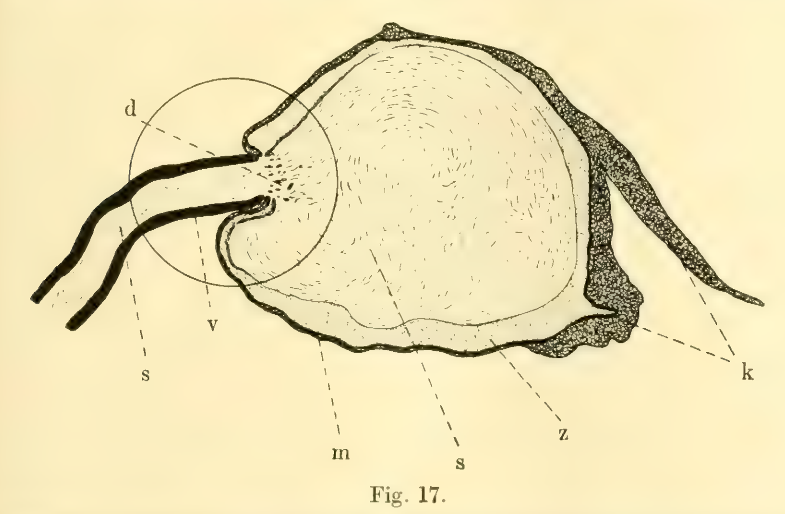


Fig. 17.

Schematisierter Sagittalschnitt durch eine Spermatophore zur Demonstration ihrer Beziehungen zur Vagina *v*. — *s*, Spermatozoenmasse, bei *d* durch ihre hier in Brocken aufgelöste Hüllmembran *m* in die Scheide überwandernd; *z*, Zwischensubstanz; *k*, Kittmasse. Stark vergrößert.

Seitenteile zerfällt. Schnitte lehren, daß beide von einer gemeinsamen, dünnen aber ziemlich zähen, mit der Wandung der Spermatophorentasche leicht verklebten Haut begrenzt werden und im übrigen aus einer ungeheuren Menge durcheinander gewirbelter Spermatozoen bestehen. Fig. 17 stellt einen stark schematisierten Sagittalschnitt durch ein aus der Tasche herauspräpariertes Begattungszeichen dar. *m* bezeichnet die umhüllende Blasenmembran, die unter Umständen eine deutliche Schichtung aufweist und den Haematoxylinfarbstoff sehr stark annimmt. Zwischen die Spermatozoenmasse *s* und die Membran *m* schiebt sich bei dem der Zeichnung zugrunde gelegten Object eine lockere und gekörnte Zwischensubstanz *z* ein, die bei andern

Präparaten mehr zurücktritt (s. auch Fig. 32). Sie färbt sich im Gegensatz zu der Hüllmembran und der Kittsubstanz mit Haematoxylin H. nur schwach und dürfte mit jenem Secret identisch sein, das das Sperma bereits im Nebenhoden umhüllt. Nach hinten zu schließt sich an die Samen führenden Blasen der den Raum zwischen dem 8. und 9. Sternit und die Unterseite des letzteren deckende Teil *k* des Begattungszeichens an. Dieser besteht ganz aus der weißen Kittsubstanz, die im Gegensatz zu dem vorderen Abschnitt des Organs nicht weiter organisiert zu sein scheint. Auf Schnitten erscheint sie als eine unregelmäßig geschichtete Masse, deren Lamellen gegen Haematoxylin ein untereinander sehr verschiedenes Attraktionsvermögen zeigen, ein Verhalten, das die Kittsubstanz bereits an ihrem Entstehungsherd, den männlichen Ectadenien, auszeichnet. — Auch die Kittsubstanz liegt dem weiblichen Körper ziemlich fest auf, besonders ist das auf die Außenseite des 8. Sternits umgeschlagene Häutchen mit diesem innig verlötet.

Mit der Kenntnis des Baues des beschriebenen Organs scheint mir auch seine biologische Bedeutung geklärt zu sein. Das sogenannte »Begattungszeichen« des Gelbrandes ist nichts andres als eine jener im Arthropodenreich so verbreiteten Bildungen, die als Hilfsapparate bei der Übertragung des Spermas in den weiblichen Organismus dienen und als Spermatophoren bezeichnet werden. Die Spermatophore des *Dytiscus* bietet ein weiteres Beispiel für den Formenreichtum dieser Gebilde.

Schwieriger als die anatomische Untersuchung der fertigen Spermatophore gestaltet sich die Beantwortung der Frage nach ihrer Bildungsstätte und der Art ihrer Übertragung in den weiblichen Organismus. Mich interessierte vornehmlich das letztere Problem. Es zeigte sich jedoch, daß beide Aufgaben sich nicht streng trennen ließen, da beide Vorgänge Hand in Hand gehen. Die Formbildung der Spermatophore vollzieht sich zur Hauptsache erst, während die Samenmasse und ihre Hüllsecrete die männlichen Leitungswege passieren. Bei nicht in Copula begriffenen Männchen sucht man vergeblich nach Spermatophoren. Ich verfuhr nun in der Weise, daß ich Käfer zur Copulation zu bringen suchte und dann zu verschiedenen Zeiten des Aktes durch Übergießen mit heißem Wasser tötete, die einen, bevor die Samenmasse in den Penis übertrat, andre während dieses Momentes und wieder andre unmittelbar nach der Übertragung der Spermatophore in das Weibchen. Die so vorläufig konservierten Tiere wurden seziert, in Zenkers, Langs oder Flemmings Gemischen fixiert, in der üblichen Weise gehärtet, in Paraffin eingebettet und unter Nachfärbung mit Haematoxylin H.

geschnitten. Ich erhielt auf diese Weise im Laufe der Zeit eine ziemlich vollständige Serie der verschiedenen Ausbildungsstadien der Spermatophore. Zu erwähnen ist noch, daß alle andern, zur schnellen Tötung und gleichzeitigen Konservierung von Insekten gebräuchlichen Mittel an der Widerstandsfähigkeit des Käfers versagten. Meine Befunde habe ich in den Fig. 18—43 niedergelegt.

An der Hand der schematischen Schnittbilder Fig. 18—24 sei zunächst ein Überblick über die wesentlichsten Phasen in der Spermatophorenbildung gegeben. Der Beginn der Austrittsbewegung der bis dahin in den Nebenhoden *n* bzw. in den Kittschläuchen *k* (vgl. Fig. 5)

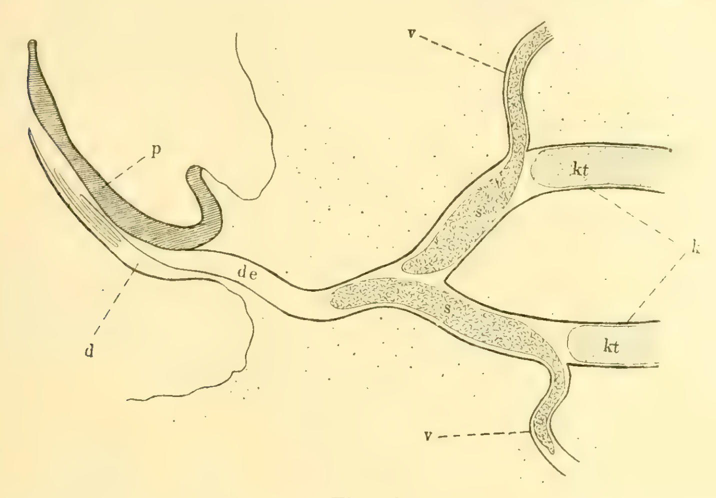


Fig. 18.

Fig. 18—22 stellen schematische Längsschnitte durch die männlichen Leitungswege während der Übertragung der Spermatophore dar. Es gelten folgende Bezeichnungen: *k*, Kittdrüsen; *v*, Vas deferens; *d.e*, Ductus ejaculatorius; *p*, Penis mit seinem Deckapparat *d*. — *s*, Sperma; *kt*, Kittsubstanz. Vergr. $4^1/_2$ mal.

Fig. 18. Aus jedem Vas deferens betritt ein Spermapfropf den Ductus ejaculatorius.

ruhenden männlichen Produkte fällt etwa mit dem Eintritt des oben als Erektionsstarre bezeichneten Zustandes zusammen und wird eingeleitet durch den Übertritt eines Spermapfropfes *s* (Fig. 18) aus jedem Vas deferens *v* in den basalen Teil der Kittdrüsen *k*, von wo beide neben- und hintereinander in den unpaaren Ductus ejaculatorius *d.e* weitergleiten. Die Bewegung ist naturgemäß keine aktive, sondern der Effekt peristaltischer Contractionen der kräftigen Ring- und Längsmuskulatur, die dem Vas deferens und dem Ductus ejaculatorius aufliegt. Sobald der letzte Teil der sehr beträchtlichen zähflüssigen Samenmasse die Vasa deferentia verlassen hat (Fig. 19), schließt sich ihr un-

mittelbar oder in geringem Abstand die in den Ectadenien aufgespeicherte Kittsubstanz *kt* an und drängt das Sperma *s* vor sich her, bis dieses in

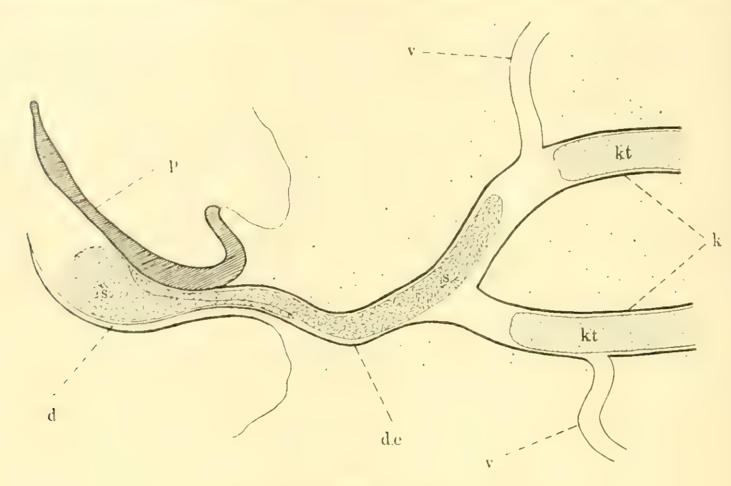


Fig. 19.
Nachdrängen der Kittsubstanz *kt*.

den Penis *p* gelangt. Hier sammelt sich die ganze Spermatozoenmasse zu einem eiförmigen Klumpen *s* geballt unter der Dorsalmembran *d*

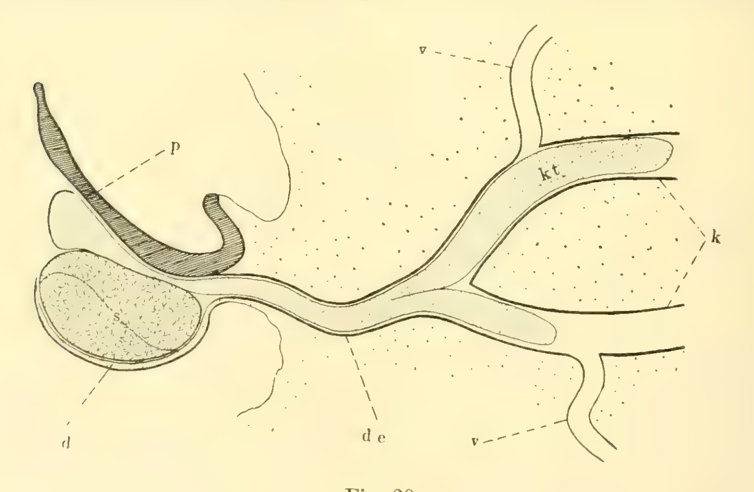


Fig. 20.
Die Kittsubstanz *kt* betritt die Penisrinne und drängt unter der vom Deckapparat *d* umklammerten Samenmasse *s* durch.

des Penis an, die sie kappenförmig überdeckt (Fig. 20). Inzwischen verläßt auch die Kittsubstanz *kt* den Ductus ejaculatorius (Fig. 20)

und drängt sich in der Penisrinne über der vom Penisdeckapparat umklammerten Samenpatrone *s* entlang, so daß sie nunmehr über und hinter

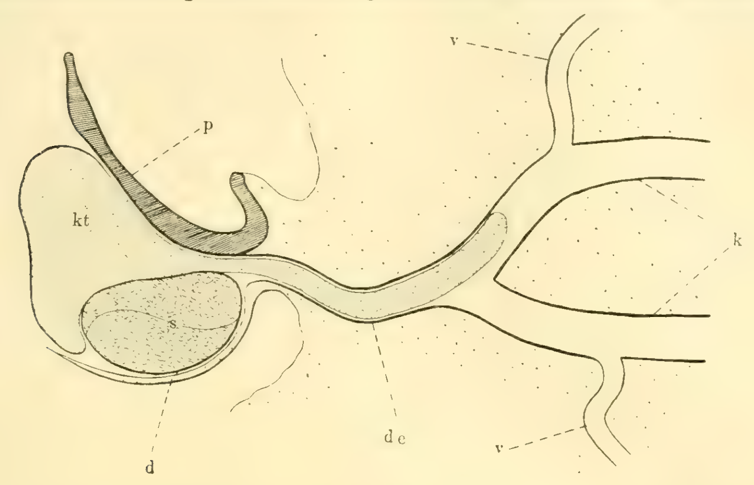


Fig. 21.

Die Hauptmasse der Kittsubstanz *kt* hat den Ductus ejaculatorius *d.e* verlassen und beginnt den Samenballen *s* zu umhüllen.

das Sperma, d. h. der Penismündung näher als dieses zu liegen kommt (Fig. 21). Auf einem späteren Stadium (Fig. 22 und 23) ist die gesamte

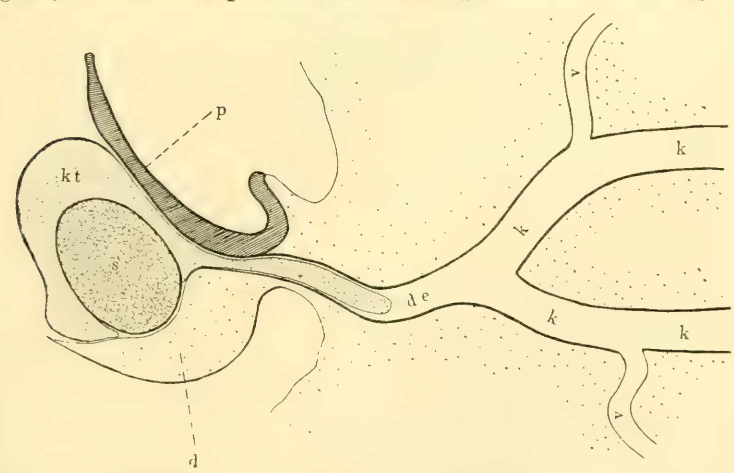


Fig. 22.

Der Deckapparat *d* des Penis *p* wird von Leibesflüssigkeit geschwellt und drängt den Samenballen *s* aus dem Penis hervor und in die Kittsubstanz *kt*.

Spermamasse in das Innere des Kittpfropfes verlagert und hier in eine zweiteilige präformierte Blase übergetreten (Fig. 24), die aus den zuletzt

austretenden Kittteilen hervorging. Durch den Eintritt der Spermatozoen erhält die besagte Blase erst ihre definitive Größe, tritt weit aus der sie umhüllenden Kittsubstanz hervor und verläßt gleichzeitig den tief in den weiblichen Körper eingeführten Penis (Fig. 23), um in der

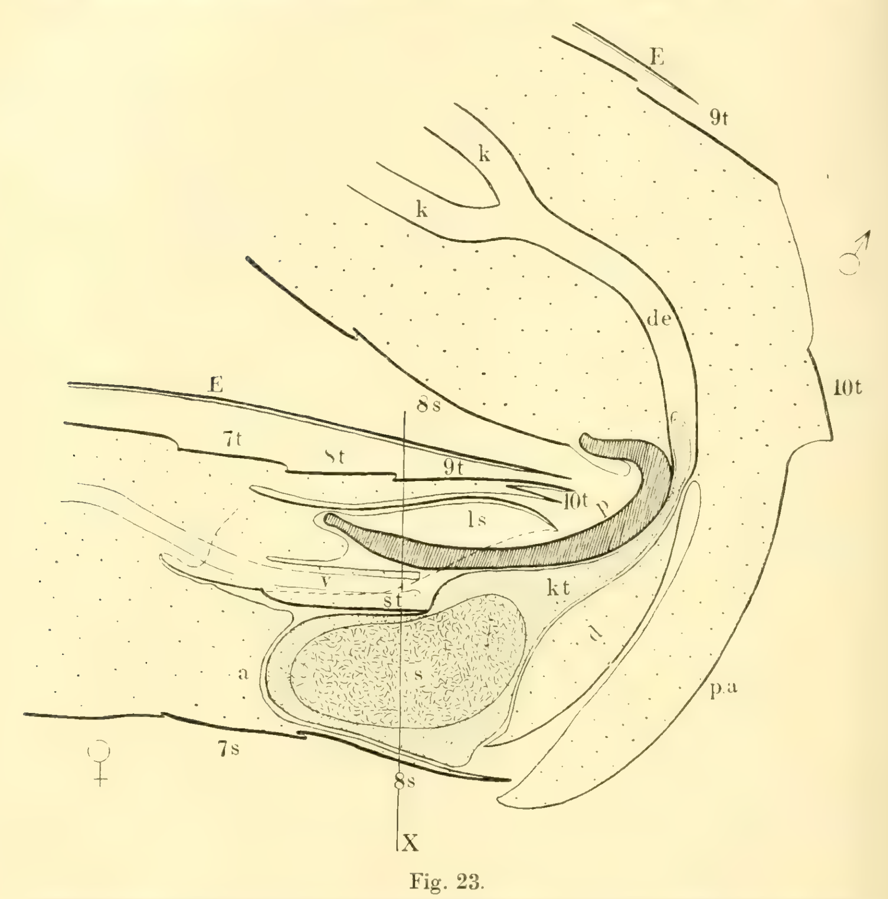


Fig. 23.

Schematischer Sagittalschnitt durch die letzten Abdominalsegmente der kopulierenden Käfer während der Übertragung der Spermatophore. *E*, Elytren; *7t* bis *10t*, 7.—10. Tergit; *7s* und *8s*, 7. und 8. Sternit; *ls*, der nur in den ausgezogenen Teilen im Schnitt getroffene, zum besseren Verständnis aber punktiert ergänzte Legesäbel; *st*, Styli der Scheide; *v*, Vagina; *a*, Vorderwand der Spermatophorentasche; *pa*, Parameren; *p*, Penis; *d*, sein Deckapparat; *k*, Kittschläuche; *d.e*, Ductus ejaculatorius; *kt*, Kittsubstanz; *s*, Spermatozoenballen. Vergr. $5^1/_2$ mal.

Spermatophorentasche Platz zu finden. Die endgültige Gestalt erlangt die Spermatophore demnach erst nach dem Verlassen des väterlichen Organismus.

Die sich bei der Übertragung der Samenmassen abspielenden Vorgänge gliedern sich also im wesentlichen in die vier Phasen: Samm-

lung der Spermatozoen zur Samenpatrone unterm Deckapparat des Penis, Austritt der Kittsubstanz, Auftreten der halbkugeligen Blasen und Übertritt der Spermotozoen in die letzteren. Auf die im einzelnen durch manche Begleiterscheinung komplizierten Prozesse sei nunmehr näher eingegangen.

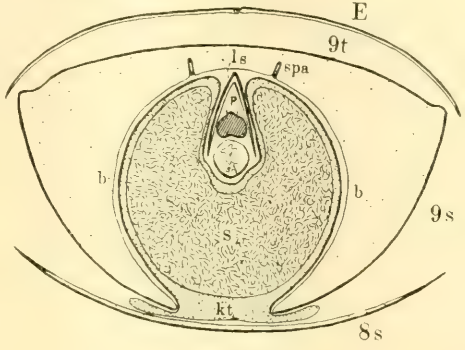


Fig. 24.

Dasselbe Stadium wie Fig. 23 im schematischen Frontalschnitt auf der Höhe der Linie *X*. Bezeichnungen und Größenverhältnisse wie Fig. 23. *b*, Seitenwandung der Spermatophorentasche; *spa*, Seitenspangen (Stiel) des Legesäbels *ls*.

1. Phase. Die den Ductus ejaculatorius verlassende zähflüssige Spermatozoenmasse formt sich im Penis zu einem ovalen bis kugeligen Klümpchen von der Größe einer kleinen Erbse um und bettet sich in dem von ihm muldenartig vorgetriebenen Deckapparat. Gleichzeitig tritt ein durchsichtiges Häutchen auf, das die bis dahin nur von dem bereits im Nebenhoden nachweisbaren lockeren Sekret umhüllte Samenkugel überzieht und auch am lebenden Object sichtbar ist. Nach einem solchen Stück wurde Fig. 25 gezeichnet. Schnittbilder (Fig. 27a, 31, 36 und 37) lehren, daß das besagte Häutchen *pa* nicht in allen Teilen gleich stark ausgebildet ist und daß es auf der der Penisrinne zugekehrten Patronenpartie ganz fehlt. Eine in den gleichen Figuren gezeichnete, die Samenmasse durchsetzende Trennungslinie bezeichnet die auf diesen Stadien noch deutlich erkennbare Grenze zwischen den beiden Spermapfröpfen, welche die Nebenhoden verließen (s. a. Fig. 18—21). Diese langdauernde Scheidung des Patroneninhalts in zwei Komponenten dürfte weiter nicht von biologischer Bedeutung sein. Ich erwähne sie trotzdem, weil bei der Konservierung leicht die elastische Patronenhülle sich abstreift und die beiden Spermapfröpfe wieder frei

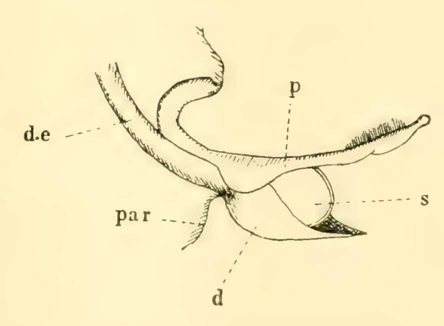


Fig. 25.

Der Penis während der Übertragung der Spermatophore. Der Samenpfropf *s* hat den Ductus ejaculatorius *d.e* verlassen und sich zwischen Penisrinne *p* und Deckapparat *d* gelagert; *par*, zu den Parameren ziehende Membran. Seitenansicht. Vergr. 4 mal.

werden. Ein solches Präparat wurde den Fig. 40—42 zugrunde gelegt, die drei Ansichten einer isolierten und kurz vor der Übertragung in den weiblichen Körper stehenden Spermatophore geben.

Die im folgenden als Patronenhülse bezeichnete Membran dürfte ihre Bildung den zahlreichen einzelligen Hautdrüsen verdanken,

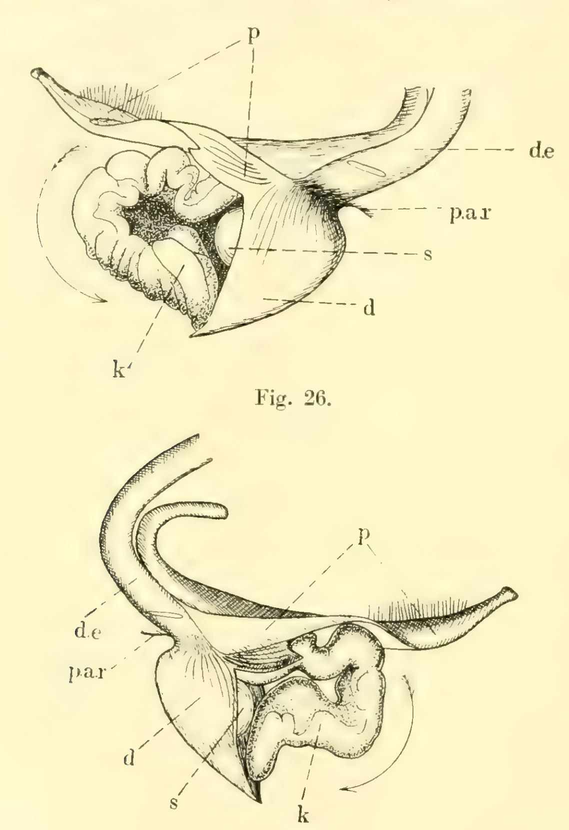


Fig. 26.

Fig. 27.

Penis mit Spermatophore auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium. Bezeichnungen wie dort. *k*, Kittmasse, die sich nach dem Austritt aus dem Ductus ejaculatorius *d.e* in der Pfeilrichtung umgeschlagen hat Vergr. 6mal.

die ich auf der Höhe der Ductus ejaculatorius-Mündung auffand (Fig. 36, 1. u. 2. *Dr.*) und die ihre zu Strängen von vier und mehr Elementen sich vereinigenden Ausfuhrkanäle in die Penisrinne entsenden. Sie sind nicht zu verwechseln mit einem weiteren an der Penisbasis gelegenen Drüsenpaket, dessen ockergelbes und ölartiges Secret in den Raum zwischen Penis und Parameren, also nach außen, entleert wird und als Schmierstoff Verwendung findet. An dieser Stelle sei

auch noch auf eine dritte bisher nicht beschriebene Drüsenansammlung aufmerksam gemacht, die ich in der Penisspitze feststellte und deren Lage aus Fig. 36 (3. *Dr.*) zu ersehen ist. Das im Bereich des Penisknopfes *E* austretende Secret dürfte die mit ihm bei der Copula in Verbindung tretende Legescheide vor Verletzungen schützen (vgl. Fig. 23).

Die 2. Phase wird dadurch eingeleitet, daß der von Penisrinne und Deckapparat gebildete Trichter sich maximal erweitert, wobei auch die bislang verborgenen Seitenteile des Penis sichtbar werden (vgl. Fig. 26—29 und 32 im Gegensatz zu Fig. 25). Auf diese Weise wird den andrängenden Kittmassen der Weg frei und diese verlassen

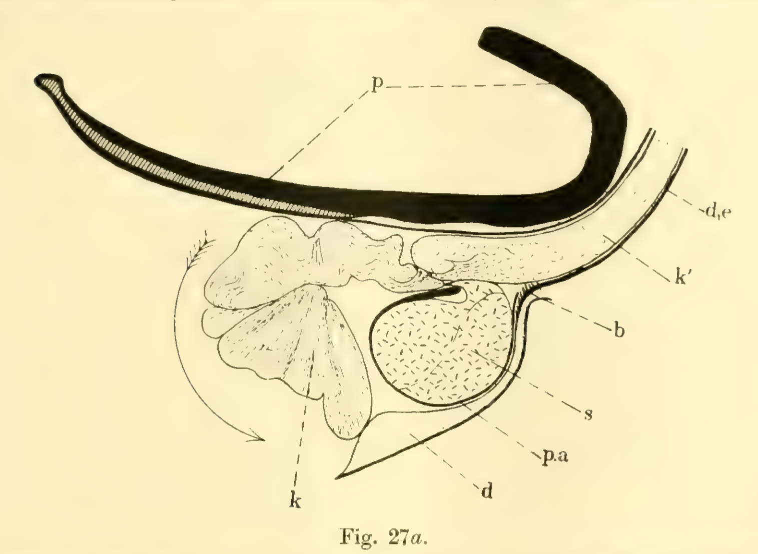


Fig. 27*a*.

Längsschnitt durch das der Fig. 27 zugrunde gelegte Objekt. *k* die Bildungssubstanz der halbkugeligen Blasen; *pa*, die Hülle der Samenpatrone *s*; *b* Borstenbesatz an der Mündung des Ductus ejaculatorius *d.e.* Vergr. 8 mal.

über der vom Deckapparat festgehaltenen Patrone entlang gleitend den Ductus ejaculatorius, um sich bald ventral umzuschlagen und der Patrone anzulegen. In den Totalbildern Fig. 26 und 27 und dem Schnitt Fig. 27*a*, die dieses Stadium festhalten, ist die rückläufige Bewegung des Kittes durch die Pfeilrichtung markiert. Die umgeschlagenen Partien unterscheiden sich sowohl physikalisch wie funktionell von den nachdrängenden: sie sind leuchtend weiß, bedeutend zähflüssiger als die den proximalen Partien der Ectadenien entstammenden Teile, färben sich mit Haematoxylin H. tiefblau und werden im Verlauf der Copula zum äußeren Begattungszeichen verarbeitet. Sie wurden in den Fig. 26—38 mit *k* und in Fig. 40—42 mit *kt* bezeichnet. Die

dünnflüssigeren, lockeren, später austretenden Massen (Fig. 27—31 *k'*) sind dagegen mehr oder weniger durchsichtig bis glashell, färben sich viel schwächer und führen zur Bildung der halbkugeligen Blasen (*c* in Fig. 32—38 und 40—42) der fertigen Spermatophore.

Die 3. Phase ist dadurch charakterisiert, daß die den proximalen Teilen der Ectadenien entstammenden Kittmassen die nicht mit umgeschlagenen voraufgegangenen Secretpartien durchbrechen (Fig. 31), bis in die Spermatophorentasche des Weibchens vorgetrieben werden

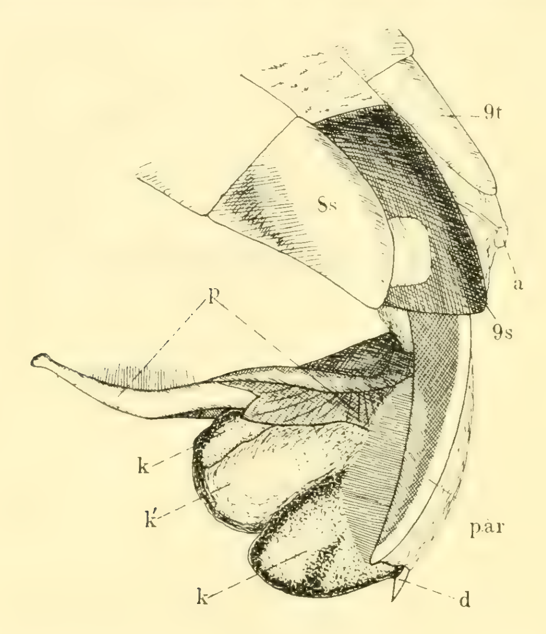


Fig. 28.

Fig. 28—31. Während der Ausbildung der halbkugeligen Blasen konservierte Spermatophore in ihren Beziehungen zu den männlichen Copulationsorganen. Seitenansichten. Vergr. $6^1/_2$ mal. Fig. 28. Die letzten Abdominalsegmente mit den ausgetretenen Begattungsorganen und der zwischen diesen sichtbar werdenden Spermatophore. *9t*, 9. Tergit; *8s* und *9s*, 8. und 9. Sternit; *a*, After; *par*, Parameren. N. d. Leben.

und sich hier mit einer mehrschichtigen ziemlich zähen Hülle umgeben (*c* in Fig. 32—38 und 40—42). Diese Membran scheint erst bei der Berührung der männlichen Secrete mit der weiblichen Spermatophorentasche zu entstehen, da sie ihre Gestalt wiederholt. Die ausgebildeten halbkugeligen Blasen stellen einen getreuen Ausguß der Tasche dar (vgl. auch Fig. 23 und 24). Vor dem Verlassen des männlichen Organismus ist eine mehrschichtige Blasenmembran nicht nachweisbar. Die Figurenserie 28—31 bringt eine Spermatophore zur Darstellung,

bei der gerade der Austritt der sekundären Kittsubstanz erfolgt. Fig. 28 und 29 zeigen die Spermatophore in ihren Beziehungen zu den männlichen Copulationsorganen, Fig. 29 nach Abpräparation der Parameren. In Fig. 30 ist die isolierte Spermatophore und in Fig. 31 ein medianer Sagittalschnitt durch diese gezeichnet. Letzterer demonstriert das Fehlen einer ausgeprägten und besonders differenzierten Hülle um das Secret *k'*. Auf etwas weiter vorgeschrittenen Stadien, wie sie als die Totalansichten einer Spermatophore in Fig. 32—34 und als Seitenansicht und Längsschnitt von einem zweiten Object in Fig. 35 und 36 sowie als Längsschnitt eines dritten Stückes in Fig. 37 wiedergegeben sind, ist der Austritt der Kittmassen nahezu beendet. Die letzten Reste verlassen als der gallertige Strang *s.d.e* (Fig. 33—37) den Ductus ejaculatorius. Die halbkugeligen Blasen *c* sind bereits ziemlich weit vorgetrieben und von ihrer mehrschichtigen Membran umkleidet. Die Schnittbilder Fig. 36 und 37 lehren, daß zu dieser Zeit die gesamte Spermatozoenmasse *s* noch in der Patrone *pa* lokalisiert ist. Konserviert man die Käfer auf diesem Stadium, so zerfällt die Spermatophore bei der Präparation fast stets in zwei Komponenten, in die Patrone und in die Kittsubstanz, die,

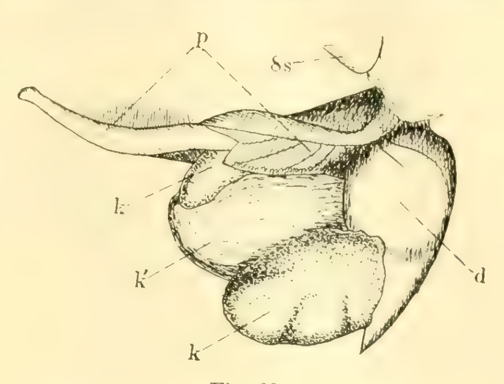


Fig. 29.
Die Spermatophore der Fig. 28 nach Abpräparation der Parameren.

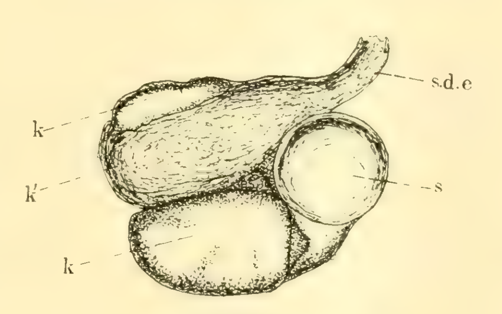


Fig. 30.
Die isolierte Spermatophore der Fig. 28.



Fig. 31.
Längsschnitt durch die Spermatophore der Fig. 30.

wie Fig. 36 und 37 veranschaulichen, nur in sehr lockerer Verbindung miteinander stehen.

4. Phase. Der Übertritt des Samens aus der Patrone in die halbkugeligen Blasen erfolgt an dem offenen, der Penisrinne zugekehrten

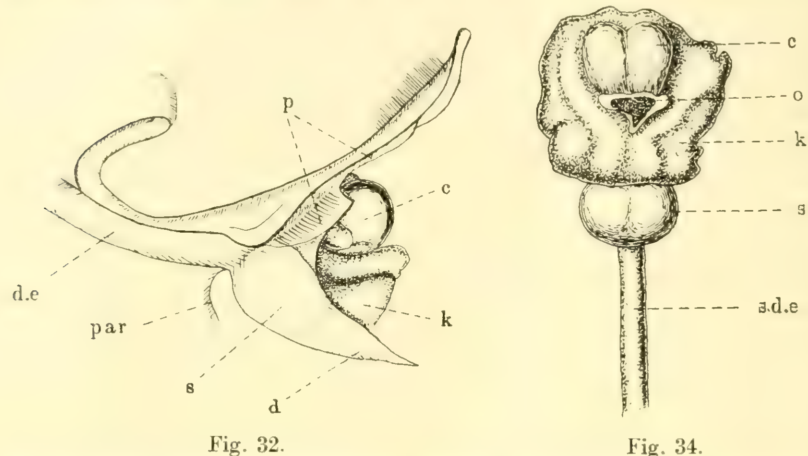


Fig. 32.

Penis mit nahezu ausgebildeter Spermatophore. Bezeichnungen wie oben. *c*, Anlage der halbkugeligen Blasen. Seitenansicht. Vergr. 6mal.

Fig. 34.

Dieselbe Spermatophore wie Fig. 33 von oben gesehen. Vergr. und Bezeichnungen wie dort. *o*, eine wahrscheinlich von der weiblichen Scheide in der Kittmasse zurückgelassene Vertiefung.

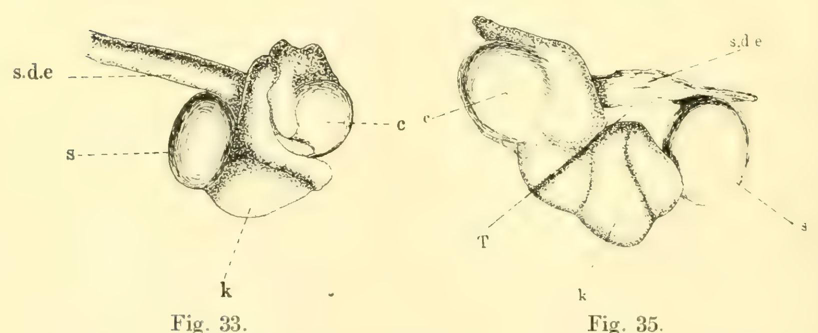


Fig. 33.

Die aus dem Penis herauspräparierte Spermatophore der Fig. 32. Ansicht, Größenverhältnis und Bezeichnungen wie dort. *s.d.e*, der sich in den Ductus ejaculatorius fortsetzende Secretstrang.

Fig. 35.

Unmittelbar vor dem Übertritt der Spermatozoenmasse *s* in die halbkugeligen Blasen *c* konservierte Spermatophore in der Seitenansicht. Die rechts von der Linie *T* liegenden Kitteile werden später zum äußeren Begattungszeichen verarbeitet. Vergr. 6mal.

Pol der Patronenhülle und vollzieht sich in dem Augenblick, wo die letzten Kittmassen den Ductus ejaculatorius verlassen. Der Zufall erlaubte mir, diesen Vorgang einmal im Leben zu beobachten. Ich

hatte bei einem Pärchen den RÉGIMBARTschen Schnitt vollzogen, als eben unter der Patrone die ersten Kitteile hervorquollen. Trotzdem sich bei der Operation die Genitalverbindung von Männchen und Weib-

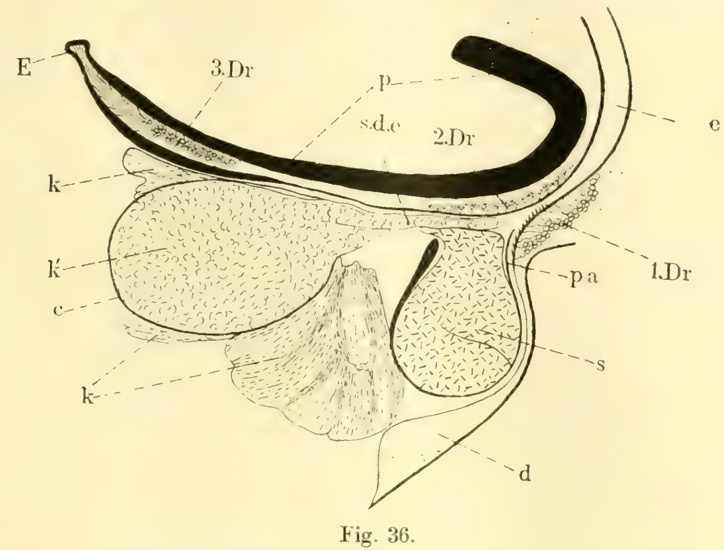


Fig. 36.

Längsschnitt durch die Spermatophore der Fig. 35 in ihrer Verbindung mit dem Penis. *1.Dr*, *2.Dr* und *3.Dr*, Drüsenpakete im Penis, das letzte seine Ausführgänge in den Penisknopf *E* entsendend. Die übrigen Bezeichnungen wie oben. Vergr. $8^1/_2$ mal.

chen löste, ging die Spermatophorenentwicklung weiter, d. h. nach Austritt der Kittsubstanz erfolgte innerhalb weniger Sekunden ein schnelles Abschwellen der Samenpatrone bis zum gänzlichen Schwinden, während gleichzeitig die halbkugeligen Blasen weiter hervortraten. Die Sektion lehrte, daß alle Spermatozoen in die Blasen übergetreten waren. Der Ortswechsel des Samens geht also relativ schnell von statten, viel rascher als die Wanderung der Kittmassen. Darin liegt die Erklärung für den Umstand, daß man bei konservierten Stücken die Spermatozoen fast stets entweder vor dem Kitt unter dem Deckapparat oder hinter diesem in den halbkugeligen Blasen antrifft. Nur zweimal gelang es mir, sie auf der Wanderung zu überraschen. Ich stellte fest, daß der Samen dabei den Weg nimmt, den schon auf früheren Stadien (Fig. 27a, 31,

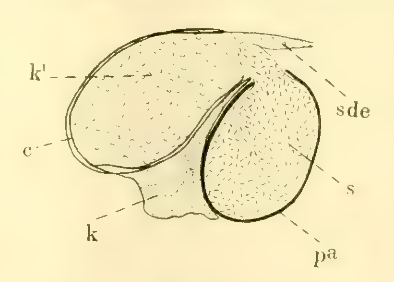


Fig. 37.

Längsschnitt durch eine Frühjahrsspermatophore derselben Phase wie Fig. 36. Bezeichnungen wie dort. Vergr. 6mal.

36 und 37) eine kleinere, aus der Patrone in die Kittsubstanz vordringende Partie andeuten kann. Die Spermatozoen betreten die Penisrinne, schließen sich dem zur Bildung der halbkugeligen Blasen führen-

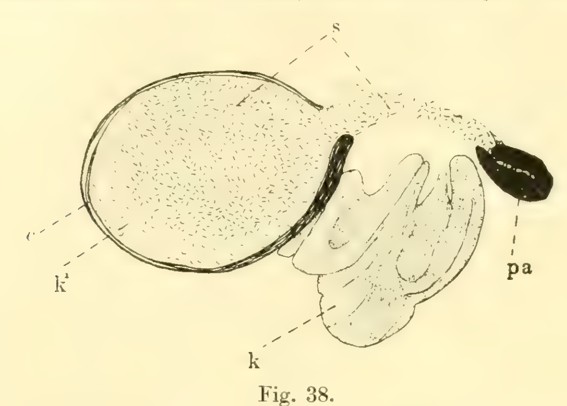


Fig. 38.
Längsschnitt durch eine Spermatophore, die während des Übertritts der Spermatozoen *s* aus der Patrone *pa* in die halbkugeligen Blasen *c* konserviert wurde. *k'*, die in die peripheren Blasenteile zurückgedrängte lockere Kittsubstanz; *k*, der zum äußeren Begattungszeichen bestimmte Kitt. Vergr. 9mal.

den Kitt an und dringen vollständig in diesen ein. Der Längsschnitt Fig. 38 ist nach einem Okjekt gefertigt, bei dem die letzten Spermatozoen *s* die Patrone *pa* verlassen. Die leere Patronenhülse, Fig. 39, bleibt in stark kontrahiertem Zustande als ein eiförmiges, nur millimeterlanges fast farbloses Gebilde mit äußerst dicker und sehr elastischer Wandung in der Penisrinne zurück. Die Austrittsstelle der Spermatozoen wird durch einen dem spitzen Pol genäherten Spalt *sp* bezeichnet. Das eigentümliche Gebilde bleibt nach der Übertragung der Spermatophore noch geraume Zeit im Penis zurück, war mir schon länger bekannt, konnte aber erst letzthin seiner Natur nach sichergestellt werden, als ich auf Schnitten in seinem Innern zufällig zurückgebliebene Spermatozoen nachwies.



Fig. 39.
Die im Penis zurückbleibende Samenpatrone nach der Entleerung. *sp*, der Spalt, durch den die Spermatozoen ausgetreten sind. Vergr. 25mal.

Der Bau der leeren Patrone erweckt den Eindruck, daß die hohe Elastizität ihrer Wandung die Entleerung bewirkt hat. Ich neige jedoch auf Grund folgender Betrachtung zu der Annahme, daß noch andre Kräfte beim Transport der Spermatozoen in die halbkugeligen Blasen wirksam sind. Dem Wirkungsbereich der männlichen Muskulatur ist die Spermamasse mit dem Verlassen des Ductus ejaculatorius allerdings

entzogen. Der Penis besitzt so gut wie gar keine Eigenmuskulatur. Secrete, die etwa die Samenkugel unter der Penisdecke heraus und vor sich her in die Kittmasse schieben könnten, sind auch nicht vorhanden. Nach dem Passieren der über den Samenpfropf entlang ziehenden Kittmassen verläßt kein Secret mehr den Ductus ejaculatorius. Die trei-

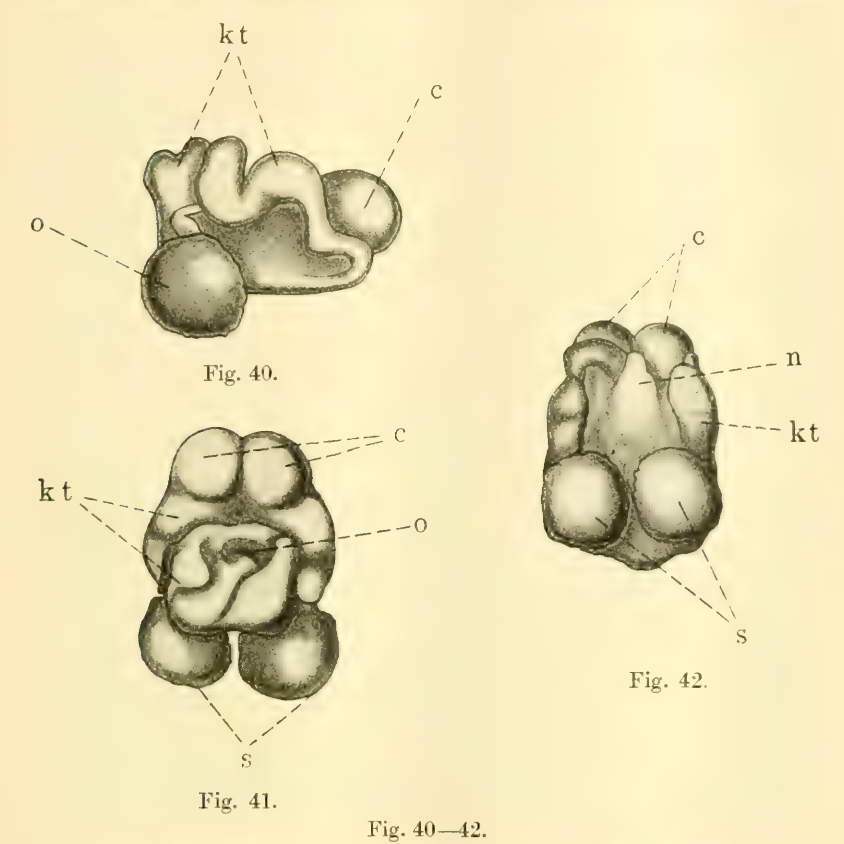


Fig. 40—42.

Lateral-, Ventral- und Dorsalansicht einer aus dem Penis herauspräparierten Spermatophore. *c*, die in der Kittsubstanz *kt* vorgebildeten halbkugeligen Blasen; *s*, die durch Abstreifen der Patronenhülle in die beiden ursprünglichen Spermapfröpfe zerfallene Samenmasse; *n*, ein unter die Spitze des Penisdeckapparats vorgedrungener Teil der Kittsubstanz; *o*, eine von dem freien Scheidenteil in der Kittmasse zurückgelassene Vertiefung. Vergr. 6mal.

bende Arbeit dürfte vielmehr durch die Leibesflüssigkeit des Käfers geleistet werden. Ich wies bereits bei der Besprechung des männlichen Apparates darauf hin, daß der Penisdeckapparat durch zwischen die ihn bildenden Membranen tretendes Blut zu einem kugeligen Gebilde geschwellt werden kann (Fig. 4d). Dadurch wird der Eingang zum Ductus ejaculatorius zugeklemmt. Daß eine solche Auftreibung tat-

sächlich während der Copula stattfindet, konnte ich wiederholt beobachten. Unter geeigneten Beleuchtungsbedingungen sieht man vor der Übertragung des Spermas unter dem in den weit offen stehenden weiblichen Genitalspalt eingeführten Penis eine gelbliche Blase auftreten, wachsen und wieder verschwinden. Die Deutung dieser Erscheinung hat mir lange Schwierigkeiten gemacht, bis ich sie als den aufgeblähten Deckapparat des Penis erkannte. Wenn nun der Eintritt von Blutflüssigkeit erfolgt, während die Doppelmembran die Spermatozoen überdeckt (Fig. 21, 26—29, 32 und 36), so müssen letztere, wie Fig. 22 und 23 erläutern sollen, mit zunehmendem Anschwellen des Apparates unter diesem heraus nach vorn zu in die bereits vorgebildeten aber in den genannten Figuren nicht gezeichneten Blasen *c* gepreßt werden. Ob sich der Vorgang tatsächlich in dieser Weise abspielt, ob nicht vielleicht auch pumpende Bewegungen der Spermatophorentasche den Übertritt der Spermatozoen befördern, konnte ich nicht entscheiden, wie denn ganz allgemein die Frage nach den formbildenden Kräften in den vorliegenden Arbeiten über Spermatophoren noch recht wenig geklärt ist (vgl. Brumpt 1900 über Hirudineen, v. Kennel 1902 über Peripatus, Simroth 1898 über Gastropoden u. andre).

Mit dem Übertritt des Samens in die halbkugeligen Blasen und damit in die Spermatophorentasche des Weibchens verläßt die Spermatophore den Penis, und dieser weicht langsam in den männlichen Körper zurück, um den Parameren die weitere Bearbeitung und Befestigung des Samenpakets zu überlassen.

Die bislang als Klammer- und Reizorgane wirksamen Parameren werden nunmehr dem 8. Sternit des Weibchens von unten her fest angepreßt und schließen dadurch langsam den Genitalspalt, wobei im Innern des Körpers außer der Spermatophore nur ein geringer Teil farbloses Secret zurückbleibt. Die ganze übrige Kittmasse, d. h. die in Fig. 35 rechts des Teilstrichs *T* gelegenen Partien, werden ventral umgeschlagen und dem 8. Sternit aufgekittet, wo sie zum äußeren Begattungszeichen erstarren. Ob ihre alleinige Bedeutung in einer besseren Befestigung der Spermatophore liegt, lasse ich dahingestellt. Als eiweißhaltiges Nährsubstrat für die Spermatozoen kommt das besagte Secret jedenfalls kaum in Betracht, da es mit diesen nicht auf längere Zeit in Berührung tritt. Als Reservestoff, etwa wie das Corpus adiposum scheint der Inhalt der Ectadenien auch keine Rolle zu spielen. Ein nach 54tägigem Hungern am 13. Februar 1908 eingegangenes *Dytiscus dimidiatus* ♂ zeigte bei der Sektion den Fettkörper nahezu ganz aufgezehrt, die Kittschläuche indessen stark geschwollen und prall gefüllt.

In dem Fixieren der weiblichen Hinterleibsspitze zur Erleichterung der Peniseinführungen und später in dem Verschließen der Spermatophorentasche sowie im Festkneten des Begattungszeichens scheint mir die eigentliche Aufgabe der Parameren zu liegen. Als »Schutzorgane«, wie ESCHERICH und VERHOEFF annehmen, kommen sie wohl weniger

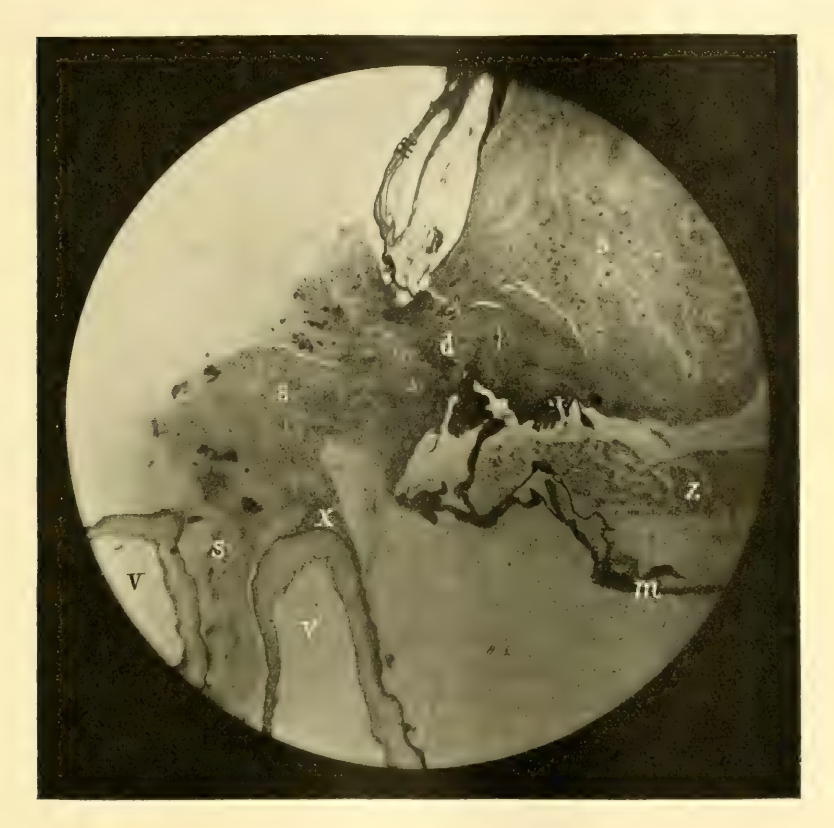


Fig. 43.

Photogramm des umkreisten Bezirks in dem der Fig. 17 zugrunde gelegten Schnitt. Stärker vergrößert. *v*, die bei der Präparation etwas von der Spermatophore zurückgetretene Scheide; *s*, Spermatozoen; *m*, die Wandung der Spermatophore, bei *d* durchbrochen und in einzelne Brocken aufgelöst; *z*, Zwischensubstanz; *x*, Drüsensecret.

in Frage. VERHOEFF (1893, p. 140) meint, daß die morphologisch als modifizierte Extremitäten aufzufassenden Parameren der Coleopteren bei den Dytisciden zu Schutzorganen gegen das Wasser wurden. ESCHERICH (1892, S. 225—239) sieht ihre Funktion darin, das Weibchen während der Copula festzuhalten. Nur in wenigen Fällen, wie z. B. bei *Dytiscus* sind sie »lediglich dazu bestimmt . . ., das Eindringen von Wasser

in die Geschlechtsöffnung der sich begattenden Tiere zu verhindern«. An andrer Stelle heißt es bei demselben Autor (1893, S. 131; s. auch 1894 S. 251—298): »Was die Funktion der Spangen bei *Dytiscus* betrifft, so besteht diese darin, Fremdkörper am Eindringen in die Geschlechtsöffnung während der Begattung im Wasser zu verhindern; ich stelle mir das so vor, daß das Männchen die Spangen, die während der Copula unter dem Rutenkanal des Weibchens sich befinden, einander nähert und so den Rutenkanal mit der an die Spangen gehefteten Haut umwickelt (der Verschluß nach der ventralen Seite würde durch den Borstenbesatz ermöglicht).« De facto findet eine solche Umwicklung aber nicht statt. Auch nähern sich die Parameren einander nicht während der Copula, sondern werden durch zwischen die sie verbindenden Membranen tretende Blutflüssigkeit weitmöglichst voneinander und vom Penis entfernt. Bei der Copula wird der Penis frei vom Wasser umspült, und die Spangen können die Geschlechtsöffnung weder gegen dieses noch gegen seitlich etwa andrängende Fremdkörper schützen.

Die höchst merkwürdigen Beziehungen zwischen dem Samen und seinen Hüllsecreten sind also kurz rekapituliert folgende: Zunächst verlassen die Spermatozoen den Ductus ejaculatorius und sammeln sich unter dem Penisdeckapparat. Ihnen schließt sich der weiße, konsistente Teil der Kittmasse an, zieht in der Penisrinne über der Samenpatrone entlang und kommt hinter dieser zur Ruhe. Zuletzt verlassen die ungefärbten, lockeren Kitteile den Leitungsapparat, wandern den voraufgehenden folgend über der Patrone entlang, durchbrechen den weißen Kitt und bilden die halbkugeligen Blasen. Auf diese Weise gelangen sie im Gegensatz zu den übrigen Secreten, die das Innere des weiblichen Körpers nicht betreten, direkt in die Spermatophorentasche. Den Beschluß der Übertragung bildet ein zweiter Platzwechsel der Spermatozoen, die nun ihrerseits vom Penisdeckapparat aus den flüssigen Kittteilen folgen, um sich in den halbkugeligen Blasen zu betten, worauf der weiße Kitt zum äußeren Begattungszeichen verarbeitet wird.

Ich bemerke ausdrücklich, daß sich diese Vorgänge stets in der gleichen Folge abspielen. Der einzige Unterschied ist darin gegeben, daß in den Frühjahrsmonaten die weiße Kittsubstanz an Masse stark zurücktritt und fast fehlen kann, so daß auf den Schnittbildern die halbkugeligen Blasen sich dem Penisdeckapparat direkt anschließen (Fig. 37). Da ausschließlich die weiße Kittsubstanz das äußere Begattungszeichen liefert, kann es also im Frühling nicht zur Ausbildung dieses Organes kommen, wie bereits an andrer Stelle berichtet wurde. Auf die gleiche Weise dürfte auch die mir letzthin aufgefallene Erscheinung zu deuten

sein, daß die ersten nach Wiederaufnahme der geschlechtlichen Tätigkeit von einjährigen ♂♂ im Herbst angelegten Begattungszeichen an Größe hinter den sich anschließenden zurückstehen können. Die secretorische Tätigkeit der Ectadenien dürfte zu dieser Zeit zur Neufüllung der Kittschläuche noch nicht ausgereicht haben.

Nach der Ablegung der Spermatophore setzt die Aufgabe des Weibchens ein, die Spermatozoen in das Receptaculum zu befördern.

Als solches ist das blinde Ende (*r* in Fig. 8) einer korkzieherartig gewundenen schlauchförmigen Ausstülpung *bc* der Vagina *v* zu bezeichnen, das bei fast allen *Dytiscus*-Weibchen mit zahllosen, sich lebhaft bewegenden Spermatozoen gefüllt ist, während in der Scheide

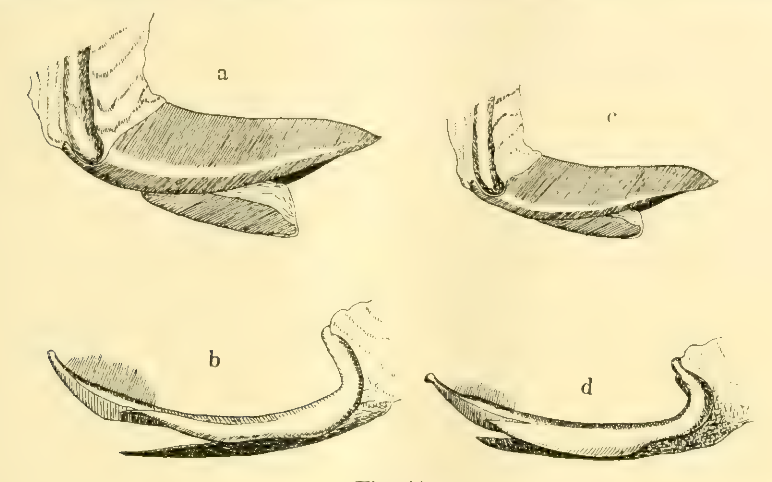


Fig. 44.
Legesäbel (*a* und *c*) und Penis (*b* und *d*) von *Dytiscus dimidiatus* und *Dytiscus marginalis*. Seitenansicht. Vergr. 5mal.

selbst kein Sperma angetroffen wird. STEIN, der sich in seiner klassischen Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer (1847, S. 119) auch mit dem Studium der Befruchtungsapparate des »Gelbrandes« beschäftigt, scheint anzunehmen, daß der Penis des Männchens bei der Begattung bis in das besagte Anhangsorgan der Vagina vordringt, und bezeichnet dieses dementsprechend als Bursa copulatrix, analog dem gleichgenannten Organ von *Melolontha*, das nach HUNTER (1792) und BOAS (1892, S. 242) tatsächlich bei der Copula den Penis des Männchens aufnimmt. Ich habe die STEINsche Auffassung von vornherein ablehnen müssen. Das Copulationsorgan des *Dytiscus* ♂ kann im Maximum auf 8 mm seiner Länge aus dem Körper hervorgetrieben werden. Die Mündung der Bursa copulatrix liegt aber 5 mm von der

Basis des Legesäbels und weitere 10 mm von seiner Spitze entfernt. Außerdem kann das starre Organ des Männchens unmöglich den komplizierten Windungen der weiblichen Geschlechtswege folgen. An direkte Beziehungen zwischen Penis und Begattungstasche im Copulationsakt habe ich daher schon damals nicht glauben können, als mir die Übertragung des Spermas in Form einer Spermatophore noch unbekannt war. Ich hielt jedoch an der landläufigen Vorstellung fest, daß der Penis eines Insektenmännchens zur fruchtbaren Copula in die Scheide des Weibchens eingeführt werden muß und suchte auf verschiedene Weise den Penis des Männchens durch schnelle Tötung des Tieres während der Erektionsstarre in der Vagina des Weibchens festzuhalten. Die Erfolglosigkeit dieser Experimente wurde erst gelegentlich meiner Studien über die Natur des Begattungszeichens geklärt. Ich stellte fest, daß der Penis während des ganzen Copulationsaktes nicht in die eigentliche Scheide eindringt, sondern sich zwischen die beiden Blätter (*l* in Fig. 6 und 7) des Legesäbels bettet und in dieser Lage die Spermatophore in die Spermatophorentasche entläßt. Damit findet eine bereits 1877 von Régimbart geäußerte Ansicht ihre Bestätigung. Régimbart (l. c. S. 270) teilt in seiner bereits mehrfach zitierten Arbeit mit, daß er gelegentlich im Moment des Samenübertritts durch zwei schnelle Scherenschnitte die Abdomines der copulierenden Tiere vom Thorax trennte, ohne daß die Käfer die Verbindung der Genitalien lösen konnten. Die sogleich vorgenommene Sektion lehrte, daß der Penis, nachdem er sich zwischen die beiden Blätter der Legescheide gezwängt und am Grund der von ihnen gebildeten Rinne gebettet hatte, bis zur Basis des Säbels — »jusqu'à la base« (p. 269) — vorgedrungen war und dadurch das freie Ende des Oviducts aus diesem herausgeklappt (»écarté«) hatte. Auf diesem Wege die Verankerung des Penis in dem Legesäbel nachzuprüfen, wollte mir lange nicht gelingen, die Tiere trennten sich stets, und ich griff zu andern Mitteln, die eine plötzliche Fixierung der Käfer versprachen, jedoch alle versagten. Die Tiere zeigen sich gegen die stärksten Gifte überraschend widerstandsfähig; in konzentrierter Cyankalilösung bleiben sie z. B. stundenlang munter. Plötzliche Temperaturerhöhungen und Erniedrigungen des umgebenden Wassers über den Siede- und Gefrierpunkt hinaus scheiterten an der hohen spezifischen Wärme des Wassers. Letzthin kehrte ich mit besserem Erfolg zu der Régimbartschen Methode zurück und traf den Penis wie Régimbart in der Säbelrinne an, aus der das freie Scheidenende weit herausgeschlagen war. Der Grund, weshalb mir diese Operation jetzt gelang, ist darin zu

sehen, daß sie im Gegensatz zu allen übrigen im Herbst vorgenommen wurde, wo die der Spermatophore beigegebene Kittmasse erheblich größer als im Frühjahr und der männliche Apparat somit im Weibchen besser fixiert ist. Bereits früher konnte ich dagegen einmal im Leben beobachten, wie der zurückweichende Penis aus dem Genitalspalt den mit ihm verhakten Legesäbel hervorzog. Die relativ feste Verankerung von Penis und Legesäbel wird durch den eigentümlichen Bau der Penisspitze erklärt, die in einen Knopf ausläuft (s. Fig. 3, 4, 25, 26 und 36) und mit einem doppelten Cirrus nach unten und hinten gerichteter Borsten bewehrt ist.

Ein schematischer Sagittalschnitt (Fig. 23) und ein Frontalschnitt (Fig. 24) möge die Beziehungen der männlichen zu den weiblichen Organen im Augenblick der Spermaübertragung veranschaulichen. Die Geschlechtsorgane des Männchens sind weit aus dem über dem weiblichen Abdomen gelagerten Hinterleib herausgetreten und nach unten umgeschlagen, so daß die Parameren (*pa*) das 8. Sternit des Weibchens (8 *s*) noch mit umgreifen. Der Penis (*p*) hat sich zwischen die beiden Blätter der Legescheide (*ls*) gezwängt und das freie Vaginaende (*st*) herausgeklappt. Die Spermatophore, d. h. der von der Kittmasse (*kt*) umschlossene Samenpfropf (*s*) verläßt den Ductus ejaculatorius (*d.e*) und tritt zwischen der Penisrinne (*p*) und der durch Leibesflüssigkeit geschwellten Penisdecke (*d*) in die Spermatophorentasche über. Bei Kombinierung des Längsschnittes (Fig. 23) und des in der Linie X auf diesem senkrecht stehenden Querschnitts (Fig. 24) ist zu erkennen, daß diese Tasche unten vorn (Fig. 23 bei *a*) und seitlich (Fig. 24 bei *b*) durch die vom 8. (8 *s*) und 9. Sternit (9 *s*) zum Legesäbel (*ls*) und seinen Seitenspangen (*spa*) ziehenden Chitinmembranen begrenzt wird. Von oben springt weit in das Innere der Tasche der Legesäbel (*ls*) vor und teilt sie in zwei Hälften, die in der fertigen Spermatophore als die halbkugeligen Blasen *c* (Fig. 16) ihren Abdruck finden.

Der Penis bringt also die Spermatozoen weder in das Receptaculum noch direkt in die weiblichen Leitungswege, sondern setzt die Spermatophore in der Spermatophorentasche vor dem Eingang der Vagina ab.

Unmittelbar nach der Anlegung des Begattungszeichens, wenn der Penis den weiblichen Genitalspalt endgültig verläßt, ist die Scheide noch ganz spermafrei. Die Kräfte, welche die Spermatozoen aus der Spermatophore in das Receptaculum befördern, müssen also im Weibchen liegen. An eine selbständige Durchwanderung der Strecke seitens der Spermatozoen kann natürlich nicht

gedacht werden. Den Samenelementen fehlt in dem dichten Gewirr jede Möglichkeit zielbewußter Bewegung. STEIN (1847) nimmt an, daß bei den Coleopteren ganz allgemein die peristaltischen Bewegungen der Vagina den Transport des Spermas zum Receptaculum übernehmen. Auch bei *Dytiscus* dürfte die stark muskulöse Scheidewand in dieser Weise das Vordringen der Samenmasse fördern, sie kann jedoch erst angreifen, wenn diese die Vagina betreten hat. Es muß also in der Spermatophorentasche ein treibendes Moment vorhanden sein, welches das Sperma in die Scheide hineinpreßt. Diese Kraft scheint in dem Blutdruck gegeben zu sein, der auf die Wände der Tasche wirkt. Fig. 24 illustriert, daß die in der Ruhe stark gefalteten Segmenthäute *b* durch die andrängende Spermatophore jederseits zu einer tiefen Mulde werden, in die die halbkugeligen Blasen sich einschmiegen. Die gespannten Chitinmembranen *b* zeigen indessen das Bestreben, in ihre vorherige Faltung zurückzukehren und werden darin durch den von innen auf sie wirkenden Druck der Leibesflüssigkeit bestärkt. Sie komprimieren also das Begattungszeichen. Ein einfaches Experiment veranschaulicht die Stärke dieses Druckes. Wenn man den Druck durch Entfernung der einen Segmenthälfte einseitig aufhebt, wird die Spermatophore sogleich nach der entlasteten Seite hinüber und aus der Mulde herausgedrückt. Unter normalen Bedingungen ist ein Ausweichen der halbkugeligen Blasen nach keiner Seite möglich, da die Spermatophorentasche allseitig geschlossen und ein Entweichen der Spermamasse nach hinten zu durch die den Genitalspalt verschließende Kittsubstanz unterbunden ist. Der auf die Spermatophore wirkende Druck kann ihren Sameninhalt nur in die Scheide hineintreiben, die mit ihrem freien Ende in die Spermatophorentasche vorspringt (Fig. 23 u. 24).

Öffnet man ein vor etwa einer Stunde begattetes Weibchen, so findet man in der Regel die Scheide bereits mit Spermatozoen erfüllt, und zwar auch dann, wenn das Männchen das Weibchen noch nicht freigegeben hat. Auf Längsschnitten (Fig. 17 und 43) läßt sich ein ununterbrochener Spermastrang von der Bursa copulatrix bis zu dem großen Samenpfropfen in den halbkugeligen Blasen der Spermatophore verfolgen. Besonderes Interesse bietet die Stelle, an der die Spermatozoen die Vagina betreten (Fig. 17 bei *d*). Hier ist der Durchbruch des Samens *s* durch die Spermatophorenwand *m* erfolgt und in günstigen Fällen lassen sich Reste dieser Membran am Eingang der Scheide noch nachweisen. Nach einem solchen Präparat wurde das Photogramm Fig. 43 angefertigt, das aus dem schematisierten Schnitt Fig. 17 die umkreiste Partie herausgreift. Bei der zur besseren Schnittfähigkeit

nötigen Abpräparation der Styli ist die Scheide *v* etwas von der Spermatophore zurückgetreten. Bei *d* ist der Durchbruch der Spermatozoen *s* erfolgt, die Reste der Spermatophorenwandung *m* sind aber noch deutlich als stark gefärbte im Sperma verstreute Brocken erkennbar. Es macht nicht den Eindruck, daß die Wandung hier mechanisch gesprengt wurde, sondern daß sie durch chemische Kräfte eine Auflösung erfuhr. Nicht unwahrscheinlich ist, daß hierbei die zahlreichen Drüsen am Scheideneingang eine Rolle spielen, und tatsächlich läßt sich am Eingang zur Scheide (Fig. 32 bei *x*) ein Secret nachweisen, das bei dem Lösungsprozeß eine Rolle gespielt haben mag.

Haben die ersten Spermatozoen die durchbrochene Spermatophorenwand passiert und den Eingang der Vagina betreten, so übernehmen die pumpenden Bewegungen der Scheide den Weitertransport bis zur Bursa copulatrix, von wo aus die Spermatozoen nach Stein selbständig das Receptaculum aufsuchen. Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, daß Stein nach der Begattung in der Bursa copulatrix »den gelblich weißen, käseartigen Umhüllungsstoff« gefunden haben will, d. h. das Secret der Ectadenien. Demgegenüber muß ich betonen, daß ich weder im Receptaculum noch in der Bursa, noch in der Scheide Kittsubstanz angetroffen habe. Diese erstarrt nach dem Verlassen des männlichen Körpers so schnell, daß sie in der Bursa den Spermatozoen auf ihrem Wege zum Receptaculum nur hinderlich sein würde.

Von der enormen Menge der in den weiblichen Körper bei einer Begattung übertragenen Spermatozoen bleibt in diesem nur ein kleiner Bruchteil länger als wenige Stunden. Nur die in das Receptaculum Eingedrungenen entgehen dem sehr bald nach der Copula einsetzenden Abstoßungsprozeß, dem die die Vagina erfüllende Samenmasse ebenso wie die in der Spermatophore zurückgebliebenen Spermatozoen zum Opfer fallen. Morgens begattete Weibchen pflegen bereits nachmittags sich durch Dilatationen des Hinterleibes und Nachhelfen mit den Schwimmbeinen der Spermatophore zu entledigen, die man dann in nur wenig deformiertem Zustande im Aquarium auffinden kann.

Länger widersteht das dem 8. Sternit aufgelötete Häutchen, das »Begattungszeichen« der Autoren, den scheuernden Hinterbeinen des Weibchens. Régimbart sah es bis zu einem halben Jahre erhalten bleiben (l. c., p. 271—272). Das in den ersten Stunden nach der Anlegung noch butterweiche Gebilde erhärtet nach einigen Tagen und wird brüchig. Allmählich zerklüftet sich seine Substanz durch eindringende Furchen, die die Platte schließlich in einzelne Fetzen auflösen, das Gebilde wird gelb und unansehnlich, aber das letzte Stück fällt erst,

wenn sich auf ihm bereits ein ganzer Mikrokosmus von parasitären Protozoen und Algen angesiedelt hat. Auch dann kann man in der Spermatophorentasche noch oft kleine Reste der Kittsubstanz nachweisen, eine Beobachtung, die mir für die Feststellung, ob ein Individuum bereits begattet war, oft von Nutzen gewesen ist.

Die vorstehenden Beobachtungen wurden durchweg an der Species *Dytiscus marginalis* L. gewonnen. Die Übertragung des Spermas vollzieht sich aber, soviel ich weiterhin feststellen konnte, bei allen Arten der Gattung in der gleichen Weise. »Begattungszeichen« sind schon länger auch bei *latissimus* (Leydig 1891), *circumflexus* und *dimidiatus* (Régimbart 1877) bekannt. Bei *D. circumcinctus* konnte ich ebenfalls das weiße Plättchen am Hinterleib begatteter Weibchen nachweisen, und nur bei *punctulatus*, der biologisch und anatomisch in manchem eine Sonderstellung einnimmt, kommt es nie zur Anlegung eines äußerlich sichtbaren Begattungszeichens. Die Kittmasse scheint hier zu gering zu sein, um sich über den Rand der Spermatophorentasche hinaus ausbreiten zu können. Über die vergleichend biologisch interessante Frage, ob sich auch bei andern Dytisciden die Übertragung des Spermas in Form von Spermatophoren vollzieht, liegen vor der Hand keine Angaben vor. Eigene Beobachtungen an *Cybister* und *Colymbetes* lassen es mir wahrscheinlich erscheinen, daß der Penis bei diesen Formen direkt in die Scheide eingeführt wird. Der Bau der Geschlechtsorgane differiert indessen selbst bei nahe verwandten Formen so erstaunlich, daß vor Verallgemeinerungen zu warnen ist. Meine Bemühungen, in andern Coleopterengruppen ähnliche Verhältnisse wie bei *Dytiscus* aufzufinden, scheiterten. Bei *Hydrophilus* gelang mir die Feststellung, daß dieser Käfer bei der Copula eine große, schlauchförmige Spermatophore abgibt, doch blieben mir die Beziehungen der männlichen und weiblichen Organe zueinander unklar. Das Literaturstudium versagt bei diesen biologischen Fragen fast völlig. Einzelbeobachtungen sind wohl registriert, aber sehr schwer aufzufinden, und an Zusammenstellungen fehlt es mit Ausnahme der alten Arbeit Steins (1847). Nach dieser scheint die Übertragung des Samens durch Spermatophoren bei Käfern die Regel zu bilden. Stein beschreibt »Samenballen« oder »Samenschläuche« bei *Melolontha*, *Elaphrus riparius*, *Notiophilus aquaticus*, *Apion pomonae*, *Telephorus dispar*, *Meloe proscarabaeus*, *Mordella fasciata*, *Cis boleti*, *Cistela sulfurea*, *Notoxus monoceros*, *Lagria hirta* und bei *Clivina arenaria*, Formen, die sich auf ganz verschiedene Familien verteilen. Nur bei den meisten Lauf- und Wasserkäfern soll der Same frei übertragen werden. Alle Spermato-

phoren wurden als solche in der Bursa copulatrix, also nicht wie bei *Dytiscus* in einem Scheidenvorraum, aufgefunden. Die Art der Übertragung konnte meines Wissens nur bei *Melolontha* bisher festgestellt werden (Boas 1892). Auch hier entsteht die Spermatophore ganz ähnlich wie beim »Gelbrand« erst im Penis. Bei den zahlreichen von Gilson (1884—87) und Rousseau (1899) als Spermatophoren beschriebenen Bildungen verschiedener Käfer, die auch G. de Kerville in der oben zitierten Notiz im Auge gehabt haben dürfte, scheint es sich in den meisten Fällen, wenn nicht durchweg, um andre Erscheinungen zu handeln als die, welche wir heute unter dem Namen »Spermatophoren« verstehen.

Das Schicksal der Spermatozoen bis zur Befruchtung des Eies.

Begattung und Befruchtung können beim »Gelbrand« zeitlich sehr weit auseinander liegen. Die meisten Weibchen werden im Herbst begattet. Die Eiablage beginnt erst im Frühjahre. Der Same muß also unter Umständen ein halbes Jahr im Receptaculum lebenskräftig bleiben. »Daß die . . . Spermatozoen im nächsten Frühjahr zur Befruchtung . . . untauglich sein sollen, ist nicht anzunehmen, da sie im Samenbehälter auch während des Winters ihre Lebendigkeit behalten« (Stein, S. 113). v. Siebold (Müllers Archiv, S. 398, 1837) meint, daß das Secret des drüsigen Hofes des Receptaculum als Nährflüssigkeit der Samentierchen fungiert. Tatsache ist, daß die Eigenbeweglichkeit der Spermatozoen auch nach monatelangem Aufenthalt im Receptaculum nicht gemindert zu sein scheint[1].

Zur Befruchtung der Eier muß das Sperma in die Scheide zurückgelangen. Dies geschieht durch einen von Stein entdeckten und als »Befruchtungsgang« bezeichneten Kanal, der in der Wand der Bursa copulatrix rückläufig vom Receptaculum zur Vagina zieht. Betritt ein reifes Ei die Scheide, so wird eine Anzahl Spermatozoen durch Muskelkraft in den Befruchtungskanal getrieben und durch diesen in seinem Drüsensecret abwärts geleitet, um sich auf das vor seiner Mündung vorbeistreichende Ei zu ergießen (Henking 1892, S. 85).

Abnorme Begattungsformen.

Unter den Erscheinungen, die wir als abnorme Betätigung des Geschlechtstriebes ansprechen müssen, bilden die Copulationen zwischen

[1] Auch im Nebenhoden können sich die Spermatozoen unter Umständen bis zu $^3/_4$ Jahren lebend erhalten: ein im August gefangenes *D. marginalis* ♂ mit völlig leeren Hoden führte im Nebenhoden sich bewegende Spermatozoen, die nur von der Spermatogenese des Vorjahres stammen konnten.

verschiedenen Species angehörigen Individuen den häufigsten Fall. Kreuzungen unter Lepidopteren sind in außerordentlich großer Zahl bekannt geworden (SEITZ 1894, S. 834—837), und in neuerer Zeit wurde auch mehrfach über Paarungen verschiedener Coleopterenspecies und Genera untereinander berichtet (s. GERMAR, Magaz. f. Entomologie, T. IV, S. 408; JAKOBSON 1898; SCHAUFUSS 1906; MEISSNER 1906, S. 92; FRINGS 1907, p. 101; MEGUŠAR 1907). Sämtliche bisher mitgeteilten Fälle mit zwei Ausnahmen beziehen sich, soweit ich feststellen konnte, auf Polyphage, unter denen *Melolontha*, *Telephorus*, *Elater*, *Donacia*, *Chrysomela* und *Coccinella* am meisten genannt werden. Wenn die Adephagen unter den in Kreuzbegattung getroffenen Käfern fast ganz fehlen, so dürfte daraus noch nicht zu schließen sein, daß ihre Vertreter seltener Verbindungen mit fremden Species eingehen. Die Laufkäfer sind größtenteils Nachttiere und entziehen sich leichter der Beobachtung als die Blätter und Blüten bewohnenden Lamellicornier, Chrysomeliden usw. Und die Schwimmkäfer werden vom Coleopterologen in der Regel erst dann gesehen, wenn er sie in seinem Netz ihrem Element entnommen hat, wenn die in der Paarung gestörten Tiere ihre Verbindung also bereits gelöst haben. Würde man die Käfer in Gefangenschaft studieren, wozu bisher erst wenige Schritte getan sind, so dürfte man sie sich ähnlich verhalten finden wie die Polyphagen. — Die zwei bisher bekannten Fälle von Kreuzungen unter Adephagen wurden von SUFFRIAN und ALTUM (1865, S. 350) mitgeteilt und betreffen beide *Dytiscus*. Zuerst wurde *marginalis* mit *dimidiatus*, später *D. latissimus* ♂ mit *D. dimidiatus* ♀ gepaart gefunden.

Ich habe den »Gelbrand« auf sein Verhalten in dieser Hinsicht nicht systematisch studiert, hatte sogar die Species aus andern Gründen getrennt zu halten und konnte trotzdem bei diesem Käfer etwa ein Dutzend Kreuzungsbegattungen beobachten. Alle betreffen mit zwei Ausnahmen *D. marginalis* ♂♂ und *D. dimidiatus* ♀♀. *D. dimidiatus* ♂♂ vereinigten sich dagegen nie mit *marginalis* ♀♀. Zweimal ergriffen *marginalis* ♂♂ *punctulatus* ♀♀. In der Mehrzahl waren die abnormen Verbindungen wenig eng und wurden bald wieder gelöst. Drei Fälle greife ich als besonders instruktiv zur Beschreibung heraus. In dem ersten ergriff ein frisch gefangenes *marginalis* ♂ ein mit ihm erbeutetes *dimidiatus* ♀ und suchte in normaler Weise die Begattung zu vollziehen. Die Verankerung erfolgte in der gewohnten Weise, nur mußte das kleine Männchen die Haftscheiben der Vordertarsen in der Nähe des Hinterrandes dem Prothorax auflegen, um die Geschlechtsorgane des Weibchens erreichen zu können. Sogleich nach der Er-

greifung wurde das Weibchen in eine lebhafte Schüttelbewegung versetzt, die Fühler und Taster des Männchens streichelten Kopf und Prothorax, und der Penis wurde wiederholt eingeführt, während die Tibiastacheln und der Borstenbesatz der Hinterbeine die Flügeldecken des Weibchens und die eignen Organe bearbeiteten. Auffallenderweise verhielt sich das Weibchen ganz wie gegen ein Männchen der eignen Art. Es verharrte nach den ersten Befreiungsversuchen regungslos mit angezogenen Beinen und aufgesperrter Spermatophorentasche, während das Männchen wieder und wieder seine Begattungsversuche erneuerte. Zu einer Spermaübertragung scheint es indessen nicht gekommen zu sein. Das Männchen verließ nach mehrstündigen Bemühungen das Weibchen, ohne ihm ein Begattungszeichen angelegt zu haben.

Der zweite Fall betraf bereits längere Zeit in Gefangenschaft gehaltene Individuen. Er unterschied sich nicht wesentlich von dem ersten, auch hier kam es nicht zum Samenübertritt, da ich die Tiere vorzeitig trennte.

Die dritte Kreuzungscopula beobachtete ich bei demselben Käferpaar, als ich dieses einige Tage später wieder in einem Beobachtungsgefäß vereinigte. Bald hatte sich das Männchen des Weibchens abermals bemächtigt, verbrachte einige Zeit mit fruchtlosen Bemühungen, den Penis einzuführen und trennte sich schließlich auch in diesem Falle von dem artfremden Individuum, ohne daß ich in dessen Leitungsbahnen bei der sogleich vorgenommenen Sektion frisches Sperma nachweisen konnte.

Sinnespsychologisch wird das Zustandekommen von Kreuzungen unter Insekten in der Regel so erklärt, daß die Weibchen der fremden Species zufällig mit Weibchen der männlichen Art in nahe Berührung gekommen sind und ihren Artgeruch angenommen haben, wodurch die Männchen getäuscht wurden (SEITZ 1894, S. 834—837). In dieser Weise lassen sich auch die drei oben näher behandelten Fälle deuten. Das enge Transportgefäß, in dem die erste Copula sich abspielte, beherbergte neben dem *dimidiatus* ♀ auch ein *marginalis* ♀, und das *dimidiatus* ♀, das eine zweimalige Paarung mit einem *marginalis* ♂ einging, war längere Zeit mit Weibchen dieser Art zusammengehalten worden. Bei allen übrigen von mir beobachteten Kreuzungspaarungen ging der Vereinigung eine wochenlange Trennung der Geschlechter vorauf, wobei die Weibchen aller Species zusammen in einem, die Männchen in einem zweiten Aquarium gehalten wurden. Hier kam zu der Vermischung und Verwischung des Speciesduftes also noch die durch lange Carenz abnorm gesteigerte geschlechtliche Erregbarkeit der Männchen.

Bemerkenswert ist, daß es in allen drei Fällen nicht zu einer Samenübertragung gekommen ist. Der Grund dürfte in dem Bau der Geschlechtsorgane liegen. ESCHERICH (1892) hat die Behauptung aufgestellt, daß die Genitalanhänge (Penis, Parameren, Legescheide) einander sehr nahe stehender Insektenarten immer so verschieden gestaltet sind, daß man oft durch sie allein die Arten auseinander halten könne. Diese Regel gilt auch für *Dytiscus*. Schon die primitiven Abbildungen, die ORMANCEY (1849, Tab. 4 Fig. 14, 18 und 19) von dem männlichen Apparate bei *D. marginalis, D. circumflexus* und *D. punctulatus* gibt, lassen die große anatomische Verschiedenheit ihrer Penisbildungen erkennen. Ich habe in Fig. 44a—d die hier interessierenden Umrisse von Penis und Legesäbel von *Dytiscus marginalis* und *Dytiscus dimidiatus* nebeneinander gestellt. Wenn man bedenkt, daß bei normaler Copula Stunden und Tage vergehen können, ehe der Penis die für die Spermaübertragung erforderliche Lage zu den weiblichen Organen einnimmt, wird das Ausbleiben des Samenaustrittes bei den mitgeteilten Kreuzungsbegattungen verständlich. Damit erhält die Formverschiedenheit der Genitalanhänge eine wichtige biologische Bedeutung. Eine fruchtbare Copula verschiedener Species untereinander wird im Interesse der Reinhaltung der Art vermieden. In der Tat steht auch die Zahl der aufgefundenen Insektenbastarde in keinem Verhältnis zu den bekannt gewordenen Kreuzungscopulationen. Unter den Lepidopteren wurden Bastarde in der Natur oder künstlich erzielt bei einigen Arten von *Deilephila, Smerinthus, Saturnia* und verschiedenen Zygänen (SEITZ 1893, S. 837—840). Unter den Coleopteren fehlten Artbastarde bis vor kurzem ganz, während Kreuzungen von Käferrassen durch die Bemühungen der Züchter häufiger erzielt werden konnten (s. die Arbeiten von SCHRÖDER 1902, CRACKEN 1905—1907, TOWER 1906, LUTZ 1908 und DAVENPORT 1908). 1907 ist es MEGUŠAR gelungen, den ersten Käferartbastard durch Kreuzung von *Hydrophilus aterrimus* ♂ Eschtz. und *Hydrophilus piceus* ♀ L. zu ziehen. Bei *Dytiscus* scheinen die Copulationen zwischen artfremden Species stets wirkungslos zu bleiben. KRAATZ (S. 293) hat allerdings 1874 einen Bastard zwischen *D. latissimus* L. und *D. dimidiatus* Bergstr. beschrieben, aber in einer späteren Auslassung (1898) nach Vorhaltungen von SHARP und v. HEYDEN (S. 182) es für möglich erklärt, daß ihm damals ein amerikanischer *Dytiscus Harisi* Kirby vorgelegen hat. LEPRIEUR (1880, p. CXXX) legte der Société Entomologique de France einen Käfer vor, der eine Mittelform zwischen *Dytiscus marginalis, dimidiatus* und *punctulatus* gewesen sein soll. Nach der beigegebenen Beschreibung zu urteilen, scheint

es sich indessen einfach um ein kleines *Dytiscus dimidiatus* ♀ mit etwas schärferen Hintercoxalfortsätzen gehandelt zu haben. Bekanntlich variieren diese Anhänge bei allen *Dytiscus*-Species in der Form.

Bei *Dytiscus* traf ich neben den Kreuzungspaarungen noch auf eine andre Art anormaler Betätigung des Geschlechtstriebes, die als besonders abnorm bezeichnet werden muß, nämlich auf die Paarung von Männchen untereinander. Von allen Tierklassen stellen die Käfer die meisten Beispiele für Päderastie. Bekannt geworden sind Fälle dieser Art wohl zuerst bei *Melolontha* und von Gadeau de Kerville (1896, p. 85—87), Féré (1898), Karsch (1900) und andern zum Gegenstand philosophischer Spekulationen gemacht worden. Später wurden derartige Verirrungen auch bei *Lucanus cervus*, *Rhizotrogus solstitialis* und bei verschiedenen Malacodermata nachgewiesen. Kerville (l. c.) unterscheidet zwischen pédérastes par nécessité und pédérastes par goût, je nachdem die Tiere in Abwesenheit oder Gegenwart von Weibchen eine Copulation eingingen. Der erste Fall scheint der häufigere zu sein und wurde von Féré (l. c., p. 549—551) bei *Melolontha* künstlich erzielt. Von 718 Exemplaren gingen 38 Männchen eine Paarung untereinander ein. Kerville (1897, p. 92) suchte auch *Dytiscus* zur Päderastie zu bringen, indem er eine Anzahl Männchen längere Zeit in kleinen Kuvetten vereinigte, die Tiere machten jedoch keine Versuche, sich zu begatten.

Meine Beobachtungen an *Dytiscus* verdanke ich dem Zufall. Bei gelegentlichen Revisionen meiner Aquarien traf ich einmal zwei Stück *Dytiscus punctulatus* ♂♂, verschiedentlich *marginalis* ♂♂ miteinander in Copula. Zwei weitere Fälle an *marginalis* beobachtete ich bei frisch gefangenen Käfern in den Transportgefäßen. Der als Männchen fungierende Partner verhielt sich in allen Fällen ganz wie einem Weibchen gegenüber. Die Verankerung war normal. Schüttelbewegungen, Fühlertasten und Reiben der Hinterbeine an den Geschlechtsorganen fehlte nicht. Vor allem wurden lebhafte Versuche gemacht, den Penis einzuführen. Zu einer Verletzung der Organe des passiven Teiles, wie sie bei *Melolontha* vorkommen soll (Karsch 1900) kam es indessen nur in einem Fall. Auch sah ich die Rute nie in den After eindringen. Mit bloßer Anwendung von Gewalt seitens des angreifenden Männchens ohne Entgegenkommen des passiven Partners läßt sich das Zustandekommen des Geschlechtsaktes zweier Männchen bei *Dytiscus* ebensowenig wie bei *Melolontha* begreifen (s. Karsch [l. c.] und v. d. Osten Sacken). Es bliebe dann unerklärt, daß das als Weibchen fungierende Individuum in der Regel auch durchaus das Verhalten eines solchen annimmt. In

den berichteten Fällen wehrte sich nur ein Männchen gegen den Angreifer, die übrigen verharrten regungslos mit angezogenen Beinen und untergeschlagenen Fühlern, zwei streckten sogar die Hinterleibsspitze vor und öffneten den Spalt im 9. Sternit, der in die Genitaltasche führt. Die Vereinigung war stets sehr innig und dauerte mehrere, einmal über 24 Stunden. Nach 18 Stunden hatte das Männchen die Versuche, den Penis einzuführen, noch nicht eingestellt. Eine Samenübertragung fand indessen in keinem Falle statt. Der Reiz zur Spermatophorenbildung scheint erst durch das Eindringen des Penis in den Legesäbel ausgelöst zu werden. Während ich bei *Hydrophilus* einmal eine von einem isolierten Männchen frei ins Wasser abgelegte Spermatophore auffand, beobachtete ich bei *Dytiscus* derartiges nie. Gelegentlich traf ich in einem Aquarium ein Männchen an, dessem Leibesende eine verletzte Spermatophore anhing. Es ist jedoch anzunehmen, daß der Käfer bei der Ausübung normaler Copula gerade in dem Augenblick gestört wurde, als die Samenübertragung stattfand.

Die Begleitumstände der beiden letzten zu meiner Kenntnis gelangten Fälle von Päderastie sind geeignet, einiges Licht in das Zustandekommen dieser rätselhaften Verirrungen zu bringen. Ich hatte die Käfer mit etwa 100 Stück ihrer Art in einem Teich gefangen, 3—4 Stunden in kleinen Transportkannen belassen und dann in zwei Aquarien nach den Geschlechtern separiert. In dem die Männchen beherbergenden Gefäß kam dann sehr bald zwischen 2 × 2 Individuen der Geschlechtsakt zustande. Die Fangzeit fiel in eine Periode gesteigerten Geschlechtstriebes der Käfer. Während des Transports waren mindestens acht Paare die normale Copula eingegangen. Ich nehme nun an, daß in den engen Gefäßen die mit den Weibchen in ständige Berührung tretenden Männchen sich mit derem Geschlechtsduft imprägniert hatten und nach der Trennung der Geschlechter von einigen besonders erregten gleichgeschlechtlichen Individuen verkannt und als Weibchen angenommen wurden. So mag das Fehlen der Weibchen und die Verwischung des Geschlechtsduftes ebenfalls andre Fälle von Päderastie erklären. Auch FÉRÉ (l. c.) erreichte den Copulationsakt von Männchen untereinander bei *Melolontha* dadurch, daß er diese vorher innig mit Weibchen zusammenbrachte und letztere dann entfernte.

Als typische pédérastes par nécessité im Sinne KERVILLES dürften jene *marginalis* ♂♂ zu bezeichnen sein, die ich von ihren Weibchen trennte und in einem Aquarium vereinigte, nachdem sie ein Jahr hindurch in der Freiheit ihrem Geschlechtstrieb normal gefolgt waren. Wiederholt traf ich in den Wintermonaten diese Tiere miteinander

in Copula. In einem Fall führte der als ♂ fungierende Teil eine Verletzung des Hinterleibes beim Partner herbei, die den Austritt der Eingeweide und schließlich den Tod des Tieres nach sich zog. Die Käfer trennten sich trotzdem nicht, und der Überlebende setzte die Begattungsversuche noch stundenlang fort, als schon die Mitbewohner des Aquariums die herausgequollenen Weichteile unter sich geteilt hatten.

Unverständlich bleiben nach diesen Erklärungsversuchen noch die von KERVILLE (1896) als pédérastie par goût bezeichneten Erscheinungen, bei denen es also den Männchen an Weibchen nicht fehlte. So lebten die beiden ersten *marginalis* ♂♂, die ich miteinander in Copula fand, mit mehreren Weibchen zusammen in einem Aquarium, und die beiden *punctulatus* ♂♂ teilten sogar mit 13 Weibchen und nur einem weiteren Männchen ihren räumlichen Wohnbehälter. In beiden Fällen ist also eine Überladung der Männchen mit weiblichen Duftstoffen nicht wohl anzunehmen und auch mit einer Täuschung durch überstarken Geschlechtstrieb darf wenigstens bei *marginalis* kaum gerechnet werden, da die Copula in den Juni fiel, wo die Tiere normalerweise sehr selten zur Paarung schreiten. In diesen Fällen versagen alle Versuche, die eigenartigen geschlechtlichen Verirrungen der Tiere auf momentane Sinnestäuschungen zurückzuführen, und wir müssen auf eine Erklärung vorläufig verzichten, wenn wir uns nicht in Spekulationen von höchst zweifelhaftem Werte über anormale Sexualqualitäten, sexuelle Zwischenstufen usw. einlassen wollen.

Als eine letzte Abnormität aus dem Geschlechtsleben des »Gelbrandes« sei erwähnt, daß ALTUM (1865, S. 350) ein *Dytiscus latissimus*-Pärchen in Copula fand, bei dem das eine Tier in bezug auf die äußeren Geschlechtscharaktere ausgesprochen hermaphrodit war. Es besaß die Furchen der Weibchen und die Haftscheiben der Männchen. Leider wurde eine Sektion nicht vorgenommen. Wie alle Insektenzwitter, die man bisher in Copula traf (SEITZ 1893, Bd. VII, S. 846—851), fungierte auch der *Dytiscus*-Hermaphrodit als Weibchen.

Erwähnt sei noch, daß GADEAU DE KERVILLES Versuche (1897), *Dytiscus marginalis* ♂♂ zur Copula mit toten Weibchen zu bringen, negativ endeten. Bei Schmetterlingen hat man derartiges wohl beobachtet (vgl. SEITZ 1894, Bd. VII, S. 833—834).

Marburg, im Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

Altum, Die Arten der Gattung Dytiscus in der nächsten Umgebung von Münster; In: Stettiner entomol. Zeitung. 26. Jahrg. S. 346—352. Stettin 1865.

Amelang, Zur Biologie von Asteroscopus nubeculosus Esp. In: Entomologische Nachrichten. Bd. XII. S. 41—44. Berlin 1886.

J. Apetz, Beiträge zur Fauna des Osterlandes. Hydrocanthari. In: Mitteilungen aus dem Osterlande. Bd. III. S. 165—208. Altenburg 1839.

H. Archer, Bigamy in Platypteryx hamula. In: The Entomologist's Monthly Magaz. Vol. XX. p. 228. London 1884.

L. Auerbach, Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. In: Sitzungsber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschaften Berlin. Jahrg. 1893. 1. Hlbbd. p. 185—203. Berlin 1893.

P. Bachmetjew, Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Bd. I.: Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig 1901.

E. Ballowitz, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. p. 458—499. Leipzig 1895.

A. Berlese, Gli insetti, loro organisazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo. Vol. I. Embryologia e Morfologia. Milano 1909.

Ph. Bertkau, Über ein Begattungszeichen bei Spinnen. In: Zool. Anzeiger. Bd. XII. p. 450—454. Leipzig 1889.

H. Blunck, Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie der Haftscheiben von Dytiscus marginalis L. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. S. 459—492. Leipzig 1912.

J.-E.-V. Boas, Organe copulateur et accouplement du Hanneton. In: Oversigt Kg. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., og Arbeyder 1892. p. 239—260 u. 1 Taf. Kjöbenhavn 1892—1893.

L. Bordas, Recherches sur les Organes Reproducteurs males des Coléoptères. (Anatomie comparée, Histologie, Matière fécondante.) In: Ann. Sciences Nat. 8. sér. Zool. T. XI. p. 283—448. Paris 1900.

Borgmann, H. Zu Begattung der Insekten. In: Entomologische Nachrichten. Bd. IX. p. 114—116. Putbus 1883.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1832.

C. Calwer, Käferbuch. Allgemeine und spezielle Naturgeschichte der Käfer Europas. Stuttgart 1858.

— Dasselbe. N. Aufl. Stuttgart 1910.

J. Mc Cracken, A Study of the Inheritance of Dichromatism in Lina lapponica. In: The Journal of Experimental Zoology. Bd. II. p. 117—136. Baltimore 1905.

— Occurrence of a Sport in Melasoma scripta etc. Ebenda. Bd. IV. p. 221—234. Baltimore 1907.

M. Dankler, Dytiscus marginalis L. In: Illustr. Zeitschrift für Entomologie Bd. V. p. 350—351. Neudamm 1900.

— Kleine Wasserkäfer im Aquarium. In: Nerthus, Illustrierte Wochenschr. f. Tier- und Pflanzenfreunde. 4. Jahrg. Nr. 19. p. 310—311. Hamburg-Altona 1902.

C. B. DAVENPORT, Determination of Dominance in Mendelian inheritance. In: Proceedings Americ. Philos. Society. Bd. XLVII. p. 59—63. Philadelphia 1908.

DEMANDT, Die Morphologie des Geschlechtsapparates von Dyt. marg. Diss. Marburg 1912 u. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII.

G. ERICHSON, Genera Dyticeorum. Diss. Berlin 1832.

C. ESCHERICH, Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. (Ein Beitrag zur Bastardfrage.) In: Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Jahrg. 1892. Bd. XLII. S. 225—239. Wien 1893.

K. ESCHERICH, Vorläufige Erwiderung auf VERHOEFFS Kritik über meine Arbeit, »Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten«. In: Entomol. Nachrichten. T. XIX. S. 129—133. Berlin 1893.

— Bemerkungen über VERHOEFFS »primäre« und »sekundäre Sexualcharaktere« der Insecten. In: Entomologische Nachrichten. Jahrg. XX. p. 17—19. Berlin 1894.

— Über die »Begattungszeichen« der Insekten. In: Societas entomologica. Jahrg. VIII. S. 177—178. Zürich 1894.

— Beiträge zur Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta. In: Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Jahrg. 1894. Bd. XLIV. S. 251—298. Wien 1895.

CH. FÉRÉ, Expériences relatives aux rapports homosexuels chez les hannetons. In: C. R. Soc. de Biologie. T. V. 10. sér. p. 549—551. Paris 1898.

FLEISCHER, Zur Begattung der Insecten. In: Entom. Nachrichten. Bd. XII. S. 191—192. Berlin 1886.

W. v. FRICKEN, Entwickelung, Athmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Ein auf der 60. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte gehaltener Vortrag. In: Natur und Offenbarung. Bd. XXXIV. S. 30—37. Münster 1888.

C. FRINGS, Abnorme Paarung. In: Societas Entomologica. Jahrg. XXII. p. 101. Zürich 1907.

J. FRISCH, Beschreibung von allerley Insekten in Teutsch-Land usw. 2. Teil. S. 33—36. Berlin 1721. 10. Teil. Berlin 1732.

CH. J. GAHAN, Stridulating organs in Coleoptera. In: The Transactions of the Entomological Society of London. p. 433—452. London 1900.

G. GILSON, Etude comparée de la spermatogenèse des Arthropodes. In: La Cellule. Bd. I à IV. Gand 1884—1887.

H. HAUPT, Zur Biologie des Gelbrandes. In: Wochenschr. Aquar.- u. Terrarienkunde. Jahrg. IV. Nr. 34—35. S. 430—431 u. 441—443. Braunschweig 1907.

K. HEIDER, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. 1. T. Jena 1889.

H. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. S. 1—274. Leipzig 1892.

R. HESSE und FR. DOFLEIN, Tierbau und Tierleben. I. Bd.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus von R. HESSE. Leipzig und Berlin 1910.

J. HIRSCH, Die Lautäußerungen der Käfer. In Societas Entomologica. XIX. Jahrg. p. 82—83, 89—91, 97. Zürich 1904.

C. HOFFBAUER, Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. S. 579—630. Leipzig 1892.

O. Hofmann, Naturgeschichte der Psychiden. In: Berliner Entom. Zeitschr. Bd. IV. S. 9—53. Berlin 1860.

J. Hunter, Observations on Bees. In: Philosoph. Transact. 1792.

G. Jakobson, [Über die anormale Paarung bei Insekten]. In: Arbeiten aus der russischen entomologischen Ges. Bd. XXXI. (Mir nur im Referat zugänglich.) 1898.

A. Japha, Begattungszeichen bei Gliedertieren. In: Schriften physik.-ökonom. Ges. Königsberg. Jahrg. XLVII. S. 87—88. Königsberg 1906.

G. Joseph, Über Dimorphismus des Weibchens von Dytiscus dimidiatus Bergstr. und der Artengruppe des Dytiscus marginalis L. In: 48. Jahresber. schlesische Ges. f. vaterl. Cultur. S. 146—150. Breslau 1870.

F. Karsch, Päderastie und Tribadie bei den Tieren, auf Grund der Litteratur zusammengestellt. In: Jahrb. f. sexuelle Zwischenstufen m. bes. Berücks. d. Homosexualität. Jahrg. II. S. 126—160. Leipzig 1900.

H. Gadeau de Kerville, Observation sur la perversion sexuelle chez les Coléoptères mâles. In: Bull. Soc. Ent. France. Tome LXV. p. 85—87. Paris 1896.

— Expériences physiologiques sur le Dytiscus marginalis L. In: Ann. Soc. Ent. France. Tome LXVI. Bulletin p. 91—97. Paris 1897.

— L'accouplement des Coléoptères. In: Ann. Soc. Ent. France. Tome LXIX. Bulletin p. 101—107. Paris 1900.

H. v. Kiesenwetter, Entomologische Beiträge zur Beurtheilung der Darwin'schen Lehre von der Entstehung der Arten. In: Berliner Entom. Zeitschr. Jahrg. XVII. S. 227—235. Berlin 1873.

W. Kirby und W. Spence, An Introduction to Entomology. 4 Volumes. 5. ed. London 1828.

Kolbe, Tonapparate der Hydrophyliden. In: Jahresber. zool. Section d. westfälischen Provinzial-Vereins f. Wissenschaft und Kunst. f. 1876/77. S. 20. Münster 1877.

G. Kraatz, Ein Dytiscus-Bastard. In: Berliner entom. Zeitschr. Jahrg. XVIII. S. 293—296. Berlin 1874.

— Über den angeblichen Bastard von Dytiscus latissimus. In: Deutsche Entom. Zeitschr. Jahrg. 1898. 1. Hft. S. 182. Berlin 1898.

W. Kraft, (Kurze Mitteilung über Dytiscus). In: Wochenschr. f. Aquarien- und Terrarienkunde. Bd. IV. S. 515. Braunschweig 1907.

Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. Tome II. Paris 1838.

— Histoire naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères. Tome I. Paris 1854.

A. Laker, Humming of Acilius sulcatus and Colymbetes fuscus. In: The Entomologist. Vol. XII. p. 21. London 1879.

P. Latreille, Histoire Naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des insectes. Ouvr. faisant suite aux œuvres de Leclerc de Buffon. T. 8. Paris 1804.

C.-E. Leprieur (beschreibt eine Zwischenform von marginalis zu dimidiatus oder punctulatus. In: Bull. Soc. Ent. France. Série V. Tome X. p. CXXX à CXXXI. Paris 1880.

F. Leydig, Begattungszeichen des Flußkrebses. In: Zool. Anz. Bd. XII. p. 673 bis 675. Leipzig 1889.

— Zu den Begattungszeichen der Insekten. In: Arbeiten zool.-zootom. Institut Würzburg. Bd. X. S. 37—55. (Geschr. 1891!) Wiesbaden 1895.

C. Linné, Fauna Svecica. Stockholmiae 1746.

F. Lutz, Combinations of alternative and blending inheritance. In: Science. Vol. XXVIII. p. 317—318. New York 1908.

P. Lyonet, Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'Insectes, ouvr. posthume, publié par W. W. de Haan. Paris 1832.

Fr. Megusar, Die Regeneration der Coleopteren. In: Rouxs Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXV. 1. u. 2. Hft. Leipzig 1907.

O. Meissner, Geschlechtliche Irrungen bei Käfern. In: Insekten-Börse. Jahrg. XXIII. S. 92. Leipzig 1906.

— Wie finden sich die Geschlechter bei den Insekten zusammen? In: Kranchers Entomologisches Jahrbuch. Jahrg. XII. p. 73—83. Leipzig 1908.

Mitreuter, (Polygamie bei Endromis versicolora). In: Entomologische Nachrichten. Bd. XIV. S. 221. Berlin 1888.

F. Müller, Der Anhang am Hinterleibe der Acraea-Weibchen. In: Zool. Anzeiger. Bd. VI. S. 415—416. Leipzig 1883.

W. Nagel, Vergl. physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe usw. In: Bibliotheca Zoologica. Hft. 18. Stuttgart 1894.

M. Ormancey, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. In: Ann. Sc. Nat. Sér. III: Zool. Tome XII. p. 227—242. Paris 1849.

S.-A. Peytoureau, Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes. Bordeaux 1895.

F. Plateau, Un mot sur le mode d'adhérence des mâles de Dytiscides aux femelles pendant l'acte de l'accouplement. In: Ann. Soc. Ent. Belgique. T. XV. p. 205—212. Bruxelles 1871—1872.

A. Preudhomme de Borre, Notice sur les femelles à élytres lisses du Dytiscus marginalis L. In: Ann. Soc. Ent. Belgique. Tome XII. p. 107—111. Bruxelles 1868—1869.

H. Reeker, Die Tonapparate der Dytiscidae. In: Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. LVII. Bd. I. 2. Hft. p. 105—112 u. Tab. VI. Berlin 1891.

M. Régimbart, Observations sur la ponte du Dytiscus marginalis et de quelques autres insectes aquatiques. In: Ann. Soc. Ent. France. Sér. V. Tome V. p. 201—206. Paris 1875.

— Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus. In: Ann. Soc. Ent. France. Sér. V. Tome VII. p. 263—274. Paris 1877.

Reiche, (Begattungszeichen bei Dytiscus). In: Ann. Soc. Ent. France. Sér. IV. Tome VII. Bull. p. III et IX—X. Paris 1867.

H. Reuss, Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgemeine Fischereizeitung. Jahrg. XXXI. Nr. 12. S. 261—267. München 1906.

A. Rösel, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen 2. Theil ... in welcher die Wasser-Insekten der ersten Classe oder die so genannten Wasser-Kefer ... Nürnberg 1749.

E. Rousseau, Entretiens sur l'histologie des Insectes. II. Spermatozoïdes et Spermatogénèse. In: Ann. Soc. Ent. Belgique. Tome XLIII. p. 561 à 583. Bruxelles 1899.

F. Rühl, Aus dem Geschlechtsleben der Coleopteren. In: Societas entomologica. Jahrg. I. p. 85—86. Zürich 1886.

J. Sahlberg, Sur le dimorphisme de la sculpture chez les femelles des Dytiscides. In: Entomologisk Tidskrift. Jahrg. I. p. 166—167. Stockholm 1880.

C. Schaufuss, [Referat über eine Arbeit von G. C. Fanales und E. Ragusa. In: Il Naturalista siciliano XVIII, p. 220, betreffend geschlechtliche Irrungen bei Käfern]. In: Insekten-Börse. Jahrg. XXIII. p. 138. Leipzig 1906.

C. v. Scheidt, Zur Lebensweise der Dytisciden. In: Entom. Rundschau. Jahrg. XXVI. p. 47. Stuttgart 1909.

F. Schelver, Eine merkwürdige physiologische Beobachtung. In: Arch. Zool. u. Zootomie v. Wiedemann. Bd. II. 2 Stck. p. 218—223. Braunschweig 1802.

S. Schenkling, Die Lautäußerungen der Käfer; in Illustr. Wochenschrift f. Entomologie. II. Bd. S. 273—280. Neudamm 1897.

Jg. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata, af tjene som Fauna for denne Orden og som Indledning til dens Anatomie og Historie. Bd. I. 1. 2. Deel. Kjobenhavn 1840.

Chr. Schröder, Die Variabilität von Adalia bipunctata L. In: Allgem. Zeit. Ent. Bd. VI u. VII. p. 355—360 u. 371—377. Neudamm 1901 u. 1902.

A. Seitz, Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. II. u. III. Teil. In: Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. VII. p. 131—186 u. 823—851. Jena 1894.

Burgess Sopp, The Study of Live-History. In: The Entomologist. Vol. XXXIV p. 117—126. London 1901.

F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie: Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

W. Tower, An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution of Washington. No. 48. Washington (?) 1906.

O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXIX. 3. Hft. p. 415—448. Jena 1910.

C. Verhoeff, Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. In: Deutsche Entom. Zeitschr. Jahrg. 1893. 1. Hft. S. 113—170. Berlin 1893.

— Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. In: Deutsche Entom. Zeitschr. p. 177—188. Berlin 1894.

Wanke, Zur Lebensweise des Gelbrandes. In: Allgem. Fischereizeitung. Jahrg. XXXI. Nr. 14. S. 310—311. München 1906.

E. Wasmann, Über die Lebensweise von Hydrophilus piceus L. In: Natur und Offenbarung. Bd. XXXIV. p. 30—37. Münster 1888.

L. Weber, Beobachtungen bei der Copula der Hirschkäfer. In: Allgem. Zeitschr. für Entomologie. Bd. VII. Nr. 17. p. 335—337. Neudamm 1902.

C. Wesenberg-Lund, Biologische Undersögelser over Ferskvandsorganismer. In: Vidensk. Meddelelser f. d. naturhist. Forening. Kjöbenhavn for 1895. p. 105—108. Kjöbenhavn 1896.

Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden.

Von

Erich Reupsch

aus Potsdam.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin).

Mit 31 Figuren im Text und Tafel X—XVII.

Bei der Reichhaltigkeit der die Mollusken betreffenden Literatur muß das Fehlen von neueren eingehenden und zusammenfassenden Arbeiten über die hochorganisierten Heteropoden besonders auffallen. Die meisten Autoren beschränken sich auf grob anatomische Beschreibungen, sowie auf die Untersuchung leicht herzustellender Flächenpräparate, während histologische Studien so gut wie ganz fehlen.

Nur das Auge und das statische Organ sind in neuerer Zeit von GRENACHER und von TSCHACHOTIN in zwei ausgezeichneten Arbeiten nach modernen Untersuchungsmethoden aufs eingehendste studiert worden.

Auf Anregung von Herrn Professor R. KRAUSE habe ich es nun in der vorliegenden Arbeit versucht, unsere Kenntnisse über eine so hochstehende Abteilung des Tierreichs zu erweitern, wobei mir der Besitz eines reichlichen, vorzüglich konservierten Materials sehr zustatten kam, das mir ebenfalls in freundlicher Weise von Herrn Professor R. KRAUSE überlassen worden war, und dem ich gleich an dieser Stelle meinen ganz ergebensten Dank hierfür, sowie für seine zahlreichen Anregungen bei meinen Untersuchungen aussprechen möchte.

Schon hier möchte ich bemerken, daß meine Studien alle Organe betreffen, mit Ausnahme des Auges und des statischen Organes, da ich wegen der erwähnten Arbeiten von GRENACHER und TSCHACHOTIN von einer Untersuchung dieser beiden Organe absehen zu können glaubte.

Bevor ich jedoch die Beschreibung der Resultate meiner eignen Untersuchungen beginne, sei es mir gestattet, dem Leser einen Überblick über die vorhandene Literatur zu geben.

I. Kapitel: Besprechung der vorhandenen Literatur:

Die ersten Mitteilungen über die Arten der Gattung *Pterotrachea* stammen aus dem Ende des 18. und dem Anfang des 19. Jahrhunderts von P. Forskal, F. Peron, C. A. Le Sueur, G. Cuvier, Xaver Poli, Delle Chiaje, Monticelli, Lesson, Duvernoy, Carus und Grant. Von diesen Arbeiten ist die von Delle Chiaje entschieden die beste und ausführlichste, enthält aber auch, ebenso wie die der anderen genannten Autoren nur anatomische oder systematische Bemerkungen. Im Jahre 1841 erschien dann die erste kritisch-systematische Arbeit von F. Cantraine. Er stellt die Heteropoden wegen der Ähnlichkeit der Fortbewegung und der Sehorgane mit den Cephalopoden als vermittelndes Glied zwischen Gastropoden und Cephalopoden. Seine übrigen Angaben beschränken sich auf ganz kurze Diagnosen und entsprechen zum großen Teil gar nicht den wirklichen Verhältnissen. So beschreibt er für alle Arten, daß das Nervensystem nur aus zwei Ganglien, dem aus vier Teilganglien zusammengesetzten Unterschlundganglion und dem Pedalganglion bestehen soll.

Etwa zehn Jahre später veröffentlichte Huxley seine Beobachtungen über die Circulation des Blutes bei Pterotrachea. Nach einer Beschreibung des Herzens gibt er eine eingehendere Darstellung des nach ihm rein arteriellen Gefäßsystems, beschränkt sich aber auch hier auf die Schilderung der ohne weitere Hilfsmittel, wie z. B. Farbinjektionen, gewonnenen Resultate.

Noch in demselben Jahre erschien eine kleine Arbeit von Leydig, in der er neben einer Beschreibung des Gehörorgans der Heteropoden auch Angaben über eine den ganzen Darm durchsetzende Längsfalte sowie über das Vorkommen von Flimmern im Magen und Enddarm macht.

In einer kleinen Abhandlung aus dem Jahre 1853 deutet C. Gegenbaur ein zwischen Herz und Kiemen liegendes Organ als eine Art Respirationsorgan, wegen der ständigen Kontraktionen und weil es angeblich Seewasser von außen aufnimmt und mit dem Blute in Berührung bringt.

Was nun die umfangreichsten über unsern Gegenstand vorhandenen Arbeiten, die beiden Monographien von Leuckart und Gegenbaur aus den Jahren 1854 und 1855 anlangt, so stimmen beide in den meisten Punkten überein. Beide Autoren geben eine, allerdings zum größten Teil makroskopische und nur zum kleinsten Teil mikroskopische Beschreibung aller Organe, die für die damaligen Hilfsmittel ausgezeichnet

genannt werden muß, die aber doch den modernen Ansprüchen nicht mehr genügt. Wegen des großen Umfanges beider Arbeiten kann ich wohl an dieser Stelle darauf verzichten, auf sie näher einzugehen, ich behalte es mir aber vor, an den Stellen, wo sich Widersprüche mit meinen eignen Resultaten finden, jedesmal noch besonders darauf hinzuweisen.

Eine wegen ihres systematischen Charakters wichtige Arbeit stammt von F. H. Troschel. Er beschreibt in derselben neben dem Gebiß der übrigen Gastropoden auch das der Heteropoden, das nach ihm aus sieben Längsreihen von Platten besteht, deren jede wieder aus einer Mittel- und zwei Seitenplatten sich zusammensetzt, welch letztere beim Vorstrecken der Radula seitlich ausgeklappt werden können.

Während die bisher angeführten Abhandlungen sich in erster Linie mit den anatomischen Verhältnissen der Heteropoden befaßt haben, treten von nun an solche in den Vordergrund, die auf histologischen Untersuchungen beruhen. Da wäre zuerst eine Arbeit von F. Boll aus dem Jahre 1869 zu nennen, in der er vergleichend-histologische Studien der ganzen Molluskenklasse beschreibt, und in der auch die Heteropoden einen breiteren Raum einnehmen. Seine Untersuchungen beschränken sich aber, was die letzteren anbetrifft, nur auf das Epithel, das Bindegewebe, die Muskulatur und das Gehörorgan, entsprechen aber in vielen Punkten ebenso wie seine Abbildungen nicht den Tatsachen.

Eine im wesentlichen mit den Monographien von Leuckart und Gegenbaur übereinstimmende Arbeit rührt von A. Raffray her. Sie weicht nur in Einzelheiten von den beiden genannten Arbeiten ab und beschränkt sich wie diese in der Hauptsache auf die Anatomie der Heteropoden. Als neu beschreibt er angeblich zwischen innerer und äußerer Körperwand verlaufende Wasserkanäle, die, in Verbindung mit subcutanen Luftzellen, zur Änderung des specifischen Gewichts dienen können, analog der Schwimmblase der Fische. Auch beschreibt er am Rüssel und Nucleus Öffnungen, die eine Verbindung der Leibeshöhle mit der Außenwelt herstellen. Der Darm soll innen von einer Mucosa ausgekleidet sein und die Nahrung direkt durch die Darmwandungen hindurch vom Blute aufgenommen werden. Der Leber schreibt Raffray sonderbarerweise mehr excretorische als verdauende Tätigkeit zu.

Auch das Nervensystem ist schon von mehreren Autoren bearbeitet worden, doch hat sich keiner derselben neuerer Untersuchungsmethoden, wie der Färbung mit Methylenblau oder der Versilberung und Vergoldung bedient, so daß auch nach dieser Richtung hin eine neuere Untersuchung erforderlich erscheint.

So beschäftigte sich EDINGER eingehender mit der Darstellung der Hautnerven, doch kann seine Darstellung durchaus nicht als einwandfrei gelten, schon deswegen nicht, weil er seine Untersuchungen nur an zwei mit Osmiumsäure gehärteten Tieren ausgeführt hat und ihm dieses Fixationsmittel vieles als Nerven erscheinen ließ, was in Wirklichkeit gar nichts damit zu tun hat.

Eine Darstellung des Wimperorganes rührt von SPENGEL her. Er deutet dasselbe als Geruchsorgan. Ferner beschreibt er auch die Kreuzung der Pedal-Visceralstränge.

Aus neuerer Zeit stammt dann eine Arbeit von PANETH, die eine eingehende Untersuchung der Gallertsubstanz, der scheibenförmigen Flecken in den Körperwandungen, der Muskulatur und des Nervensystems enthält und auch die Innervation der Muskeln berücksichtigt.

Im Gegensatz zu C. GEGENBAUR behauptet A. FLEISCHMANN, daß es ihm durch Injektionsversuche gelungen wäre nachzuweisen, daß keine Wasseraufnahme durch die Niere stattfindet, sondern daß das Herz und die Niere lediglich die Ausscheidung einer Flüssigkeit aus dem Blute besorgen.

Eine eingehende Beschreibung der Muskulatur auch in histologischer Hinsicht findet sich in einer kleineren Abhandlung von KALIDE. Dieser Autor hat aber nur die eigentliche Körpermuskulatur, nicht aber die der einzelnen Organe in seine Untersuchungen einbezogen.

Außer den schon erwähnten Arbeiten monographischen Charakters aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts existiert noch eine solche aus neuerer Zeit von WARLOMONT, in der dieser Autor besonders das Nervensystem und das Wimperorgan berücksichtigt, während er die übrigen Organe nur verhältnismäßig kurz abgehandelt hat.

Eine einzige Arbeit, die von MAX JOSEPH aus dem Jahre 1888, enthält Untersuchungen mittels der vitalen Methylenblaufärbung, beschränkt sich aber auch nur auf die Darstellung der Nervenendigung im Muskel. Sie enthält hinsichtlich dieses Punktes eine Bestätigung der von PANETH gemachten Angaben.

Neueren Datums ist auch eine Arbeit von WACKWITZ, die eine eingehendere histologische Untersuchung der Muskulatur von verschiedenen Gattungen der Heteropoden enthält, und die in vielen Punkten mit den von KALIDE veröffentlichten Resultaten übereinstimmt.

II. Kapitel: Material und Untersuchungsmethode.

Für meine Untersuchungen standen mir in reichlicher Menge Exemplare von *Pterotrachea coronata* sowie in geringerer Anzahl solche von

Pterotrachea mutica zur Verfügung, die im Jahre 1908 in den Monaten Februar und März bei Neapel gefangen worden waren. Herr Professor R. KRAUSE hatte die außerordentliche Güte, mir das von ihm gesammelte und konservierte Material freundlichst zu überlassen, und ich möchte demselben nochmals meinen verbindlichsten Dank dafür aussprechen.

Die Tiere waren in verschiedenster Weise konserviert. Für die Erhaltung der äußeren Form, sowie für die zusammenhängende Darstellung des Nervensystems, des Circulations- und Respirationssystems, der Anordnung der Muskulatur und des Verdauungstractus erwies sich am geeignetsten eine 5% bis 10% Formollösung, die entweder mit Seewasser oder mit destilliertem Wasser bereitet worden war.

Für histologische Untersuchungen der inneren Organe dagegen hatte sich neben der ZENKERschen Flüssigkeit, den verschiedensten Sublimatgemischen mit und ohne Seewasserzusatz, einer 5 % Kaliumbichromatlösung vor allen Dingen eine etwas modifizierte HELLYsche Lösung, bestehend aus:

Kal. bichrom. (7%)	50 ccm.
Sublimat (6%)	50 ccm.
Formol	10 ccm.

als besonders brauchbar herausgestellt. In dieser letzteren Flüssigkeit wurden die Tiere 5—6 Stunden gelassen, dann 24 Stunden ausgewaschen und in einer 5% Formollösung aufbewahrt.

Wie für Hydromedusen bot auch für die *Pterotrachea* die Einbettung, wegen des sehr leicht und stark schrumpfenden Gallertgewebes, große Schwierigkeiten dar. Zunächst wurden die Tiere sehr vorsichtig entwässert, indem ich die Konzentration des Alkohols sehr langsam erhöhte, zuerst etwa täglich um 5%, von 10% aufwärts, dann von 70—90% nur noch täglich um 2,5% und von 90—100% nur um 1% pro Tag. Darauf wurden die Tiere unter genau den gleichen Vorsichtsmaßregeln in Chloroform übergeführt. Hat man die Tiere in reinem Chloroform, so kann man beginnen, Paraffin von niedrigem Schmelzpunkt (ca. 42° C.) zuzusetzen, was man so lange fortsetzt, bis sich kein Paraffin mehr bei Zimmertemperatur in dem Chloroform löst. Ganz besondere Vorsicht ist nun für die jetzt notwendige Weiterbehandlung bei erhöhter Temperatur erforderlich, wegen der hierbei noch viel leichter als beim Entwässern eintretenden Schrumpfungen. Zunächst bringt man die Tiere, oder einzelne Organe, in der kaltgesättigten Lösung von weichem Paraffin in Chloroform in einen Thermostaten von 40° C. und zwar in einer offenen Schale, um durch Verdunsten des Chloroforms

eine allmähliche Erhöhung der Konzentration des Paraffins zu erzielen. Nach etwa einer Stunde wird der größte Teil des Chloroforms abgedunstet sein, und man bringt die Präparate nun noch für $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in reines Paraffin vom Schmelzpunkt 42° C. Dann setzt man die Schale mit den einzubettenden Objekten in einen Thermostaten von ca. 55° C., damit sich die Temperatur ganz langsam unter Umgehung von Sprüngen bis auf 55° C. erhöht, worauf die Einbettung in Paraffin vom Schmelzpunkt 53° erfolgen kann.

Hier möchte ich noch bemerken, daß sich keine andre Einbettungsmethode bewährt hat, weder Celloidin, noch das Gefrieren in formolhaltigem Wasser.

Alsdann wurden die Präparate auf dem Mikrotom in gewöhnlicher Weise geschnitten, die Schnitte mit Eiweißglyzerin und Wasser auf dem Objektträger aufgeklebt, auf diesem gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Zur Schnitt- und Stückfärbung dienten mir die verschiedensten Farblösungen.

Für Schnittpräparate hat sich die EHRLICH-BIONDIsche Dreifachfärbung als ganz besonders vorteilhaft erwiesen, und zwar sowohl für dünnere als auch für Schnitte bis zu 20 μ Dicke. Die auf dem Objektträger aufgeklebten dickeren Schnitte wurden etwa 1 Stunde, die 10 und 5 μ dicken dagegen bis zu 12 Stunden in eine, am besten frisch hergestellte, Farblösung gebracht, in Wasser etwas abgespült und in 90% Alkohol differenziert, bis man schon mit bloßem Auge deutlich rote und blaue Farbtöne im Präparat unterscheiden kann. Dann wurden die Schnitte gut entwässert, in Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen, wobei es sich als sehr nützlich herausgestellt hat, die Präparate bei ca. 60% schnell zu trocknen, um ein möglichst rasches Verdunsten des fast stets etwas sauren Xylols herbeizuführen, was die Haltbarkeit der Färbung äußerst begünstigt.

Nicht minder gute Resultate ergab die HEIDENHAINsche Färbung mit Eisenhaematoxylin.

Für die Darstellung der Muskulatur und der Drüsenzellen eignete sich vortrefflich das Cresylviolett R. B. und zwar am besten in so stark verdünnter Lösung, daß dieselbe gerade noch ganz schwach violett erschien. In dieser Lösung verblieben die Schnitte oder größere Stücke 1—2 Tage, und zwar ergab sich, daß die Färbung um so besser ausfiel, je verdünnter die Lösung war.

Für die Darstellung des Nervensystems haben mir, je nachdem, ob es sich um Total- und Flächenpräparate oder um Schnittpräparate

handelte, verschiedene Methoden gute Dienste geleistet, zunächst färberische, dann Versilberungs- oder Vergoldungsmethoden und endlich eine Kombination der beiden letzteren, eine Versilberung mit nachfolgender Vergoldung, die ich im folgenden darstellen werde.

Für Schnitte und kleinere Flächenpräparate verwandte ich in erster Linie die von Bethe angegebene Färbung mit Toluidinblau. Die Präparate wurden für 24 Stunden in eine 4% Lösung von Ammoniummolybdat gebracht, gut abgespült und im Ofen bei ca. 60° C in einer schwachblauen Toluidinblaulösung je nach der Dicke der Präparate für 10 Minuten bis 1/2 Stunde gefärbt. Ganz ebenso gute und für Schnitte sogar noch bessere Resultate erhält man, wenn man statt des Toluidinblau eine ganz dünne eben noch blaue Methylenblaulösung verwendet.

Zur Versilberung benutzte ich die Vorschrift von Bielschofsky, wobei man aber verschiedene Vorsichtsmaßregeln zu beachten hat. Zunächst ist es von großer Wichtigkeit durch langes und gründliches Auswaschen alles Chlornatrium aus den Präparaten zu entfernen, um in denselben die Entstehung eines unlöslichen Niederschlages von Chlorsilber zu verhüten, dann ist es nötig, um Schrumpfungen zu verhüten, die Präparate zunächst in eine höchstens 0,1% Silbernitratlösung zu bringen und den Prozentgehalt derselben nur ganz allmählich im Laufe von 10—14 Tagen bis auf 2% zu erhöhen. Hierauf spült man die Präparate gut ab und bringt sie in eine dünne ammoniakalische Silberlösung, die man sich wie folgt bereitet: Man fällt 5 ccm einer 20% Silbernitratlösung mit 5 Tropfen 40% Natronlauge, löst den entstandenen Niederschlag durch tropfenweises Zusetzen von Ammoniak und verdünnt das Ganze auf das Zwanzigfache. Nachdem die Objekte 1—2 Stunden in dieser ammoniakalischen Silberlösung verweilt haben, spült man sie gut mit Wasser ab und bringt sie zur Reduktion in eine 50% Formollösung, der man noch 1 oder 2 Tropfen Ameisensäure zusetzen kann. Das Einbetten erfolgt dann auf die oben angegebene Weise.

Für kleinere Flächenpräparate, wie etwa die Bauch- und Schwanzflosse oder ein herausgeschnittenes Stück von der Haut, ergab, besonders für die Darstellung des Nervenendnetzes die Vergoldung sehr gute Bilder, wenn man die Präparate vorher nach dem Vorgehen von Nabias durch Behandlung mit Jodjodkalium für die Aufnahme des Goldsalzes empfänglich gemacht hatte. Man bringt die Stücke zunächst für 24 Stunden in die mit dem fünf- bis zehnfachen Volumen Wasser verdünnte in den Laboratorien vorrätige Lugolsche Lösung:

Jod	1 g
Jodkalium	2 g
Wasser	300 g

Dann spült man ab und überträgt die Präparate in eine 0,5% Goldchloridlösung, worin sie so lange bleiben, bis sie einen schönen schieferblauen Ton angenommen haben. Zur Lösung des nicht reduzierten Goldsalzes bringt man sie dann noch für $^1/_4$ Stunde in eine 5% Lösung von Fixiernatron, wäscht nochmals gut aus und schließt sie in 50% Glyzerin ein. Eine Aufhellung mit Xylol und Einschluß in Kanadabalsam kann ich nicht empfehlen, wegen der dann zu starken Durchsichtigkeit, die das äußerst feine Nervenendnetz sehr oft übersehen läßt.

Für eine zusammenhängende Darstellung des Nervensystems, das an fixierten Tieren nicht gut wahrzunehmen ist, habe ich eine Methode ausgearbeitet, die in einer Versilberung mit nachfolgender Vergoldung besteht. Man wäscht die ganzen Tiere so lange in destilliertem Wasser aus, bis sich in dem Waschwasser keine Spur von Chlornatrium mittels Silbernitrat mehr nachweisen läßt, damit in der Gallerte kein unlöslicher Niederschlag von Chlorsilber entsteht. Um sehr leicht eintretende Schrumpfungen zu verhüten, ist auch hier bei der Versilberung große Vorsicht erforderlich. Man bringt die Tiere im Dunkeln in eine 0,1% Silbernitratlösung und erhöht dann die Konzentration derselben von Tag zu Tag um 0,1% bis auf 2%. Es erscheinen dann die Ganglien und Hauptnervenstämme braunrot gefärbt. Nunmehr wäscht man wieder so lange aus, bis sich in dem Waschwasser mit Chlornatrium kein Silbernitrat mehr nachweisen läßt, da sonst bei der nachfolgenden Vergoldung auch die mit Silber imprägnierte Gallerte Gold abscheiden und das Nervensystem verdecken würde. Nach dem Auswaschen setzt man die Tiere dem prallen Sonnenlichte aus, um eine möglichst weitgehende Reduktion des Silbernitrats in den Nerven zu erzielen. Haben dieselben einen tiefdunkelbraunen Ton angenommen, so bringt man die Tiere für 20 Minuten in eine Goldchloridlösung von 1 : 10 000, wäscht die anhängende Goldlösung gut ab und reduziert wieder im direkten Sonnenlichte, bis die Nerven schön schieferblau gefärbt erscheinen. Nach einer Fixation in 5% Fixiernatron und nachfolgendem guten Auswaschen bringt man die Tiere in 10% Glyzerin, dessen Konzentration man sehr vorsichtig bis zu etwa 75% erhöht. Der Einschluß erfolgt am besten in Glyzeringelatine bei einer Temperatur möglichst nicht über 25°—30° C.

III. Kapitel: Allgemeine Organisation von Pterotrachea.

Bevor ich zur Darstellung der Resultate meiner Untersuchungen übergehe, dürfte es sich empfehlen, einen kurzen Überblick über die Organisation unseres Tieres zu geben an der Hand der Fig. 1 u. 2.

Der Körper der Pterotracheen ist von walzenförmiger Gestalt und geht hinten in die konische Schwanzflosse (*sfl*) über. Das spitze Ende der letzteren setzt sich in eine kleine kartenherzförmige Verbreiterung fort, aus der ein langer, in bestimmten Abständen knotig verdickter Schwanzfaden (*schfd*) hervorragt. Das Vorderende des Körpers erscheint ventralwärts ungefähr rechtwinklig abgeknickt und geht unter beträchtlicher Verjüngung in eine ungefähr den vierten bis fünften Teil der Gesamtlänge ausmachende rüsselförmige Schnauze (*schn*) über, die mit einer kreisrunden Mundöffnung (*mö*) abschließt. Die Schnauze ist beweglich und kann zum Schutze in eine Furche an der ventralen Körperseite zurückgeschlagen werden, ist aber bekanntlich nicht zurückziehbar.

Aus der Mitte der Ventralfläche ragt die beilförmige Bauchflosse (*bf*) hervor. Sie verdünnt und verbreitert sich beträchtlich peripheriewärts und trägt beim Männchen in der Mitte seiner freien Circumferenz einen kleinen Saugnapf (*sgn*).

Von den makroskopisch sichtbaren Organen des Tieres fällt zunächst der Verdauungstrakt (*oes*, *m* und *d*) auf. Er beginnt mit der, wie erwähnt kreisrunden, an der Schnauzenspitze gelegenen Mundöffnung (*mö*), die sofort caudalwärts in den stark muskulösen Pharynx (*sch.k*) übergeht. In ihn münden zwei im vorderen Teil der Schnauze gelegene schwach S-förmig gekrümmte Schläuche, die sogenannten Speicheldrüsen (*spd*). Aus dem Pharynx und zwar aus seiner ventralen Wand entwickelt sich caudalwärts das relativ enge Verdauungsrohr, das den Tierkörper, ungefähr in der Körperachse verlaufend, seiner ganzen Länge nach bis zur Basis der Schwanzflosse durchzieht. Es zeigt in seinem Verlaufe fast immer den gleichen Durchmesser, nur an einer Stelle, meist dicht hinter der Bauchflosse stoßen wir auf eine kleine ampullenartige Erweiterung, den sogenannten Magen (*m*). An der Basis der Schwanzflosse angelangt erweitert sich das Verdauungsrohr retortenartig und tritt in den sogenannten Nucleus (*nucl.*) ein. Derselbe stellt eine birnenförmige, stark metallisch glänzende Masse dar, deren Längsachse quer zur Körperachse steht, so, daß letztere ungefähr durch das stumpfe Ende des Nucleus geht, während das spitze Ende, mit dem After (*a*), frei aus der dorsalen Körper-

peripherie hervorsieht. Von dem Inhalt dieses Nucleus, der äußerlich nicht in die Erscheinung tritt, soll später gehandelt werden, hier sei nur so viel vorausgeschickt, daß er einmal das caudale Ende des Verdauungsrohres, zweitens eine umfangreiche Verdauungsdrüse, die Leber, und drittens die Geschlechtsdrüsen, also entweder den Hoden oder das Ovarium umschließt.

Rostralwärts, dem Nucleus dicht angelagert, liegt das kleine aus Vorkammer und Kammer bestehende Herz (*h*), umgeben von dem Herzbeutel. Zwischen letzterem und dem Nucleus ist die kleine Niere (*n*) makroskopisch eben noch wahrnehmbar.

Caudalwärts liegen dem Nucleus und zwar nur auf der linken Seite des Tieres die in zwei Gruppen angeordneten Kiemen (*k*) an.

Dem After schließt sich rostralwärts, ein Stück weit die dorsale Körperperipherie bildend, die Flimmergrube oder das Osphradium (*w.*) an.

Die äußere Geschlechtsöffnung finden wir bei beiden Geschlechtern auf der rechten Seite des Nucleus. Sie setzt sich beim Männchen rostralwärts in die, in die Körperwand eingegrabene Flimmerrinne (Fig. 2 *flr*) fort. Sie zieht zu dem Copulationsorgan hin, das wiederum aus drei Abschnitten besteht, einem der Körperwand dicht anliegenden sackförmigen Teil (*bs*), einem schaufelförmigen Drüsenteil (*dr*) und dem langen Penis (*p*).

Von den übrigen Organsystemen treten makroskopisch nur noch das Nervensystem und die Sinnesorgane in Erscheinung. Das erstere besteht bei den Weibchen aus fünf, bei den Männchen aus sechs Ganglien und den sie verbindenden Connectiven. Das größte Ganglion ist das schmetterlingsähnlich gestaltete Cerebralganglion (Fig. 1 *cg*). Es findet sich im Kopf des Tieres, der dorsalen Körperoberfläche dicht angelagert und jederseits von einem großen Auge (*au*) flankiert.

Der Größe nach schließt sich an das Cerebral- das Pedalganglion (*pg*) an. Es liegt an der Ventralseite des Körpers, kurz vor der Basis der Bauchflosse. Das paarige Buccalganglion ist so in die Muskulatur des Pharynx eingelassen, daß es von außen nicht sichtbar ist. Die beiden Intestinalganglien (Fig. 2 *l.v.g* und *r.v.g*), ein kleines dorsales und ein etwas größeres ventrales, liegen der vorderen Wand des Nucleus, ventral vom Pericard, dicht an. Dazu kommt noch beim Männchen ein bis jetzt noch nicht beschriebenes kleines, an der Dorsalfläche des Saugnapfes gelegenes Ganglion, das Saugnapfganglion (Fig. 51 *sg*).

Die höheren Sinnesorgane liegen im Kopf des Tieres zu beiden Seiten des Cerebralganglions und zwar die großen Augen mehr dorsal und rostral, die kleinen Hörbläschen mehr ventral und caudal.

Resultate meiner eignen Untersuchungen.

Nun will ich zur Schilderung der Ergebnisse meiner eignen Untersuchungen schreiten und dabei so vorgehen, daß ich die einzelnen Organsysteme der Reihe nach durchspreche.

IV. Kapitel: Äußere Körperbedeckung.

Der größte Teil des Körpers ist außen von einem einschichtigen Plattenepithel bekleidet, das nur an einzelnen Stellen, wie der Rüsselspitze und dem Copulationsorgan in ein hohes Cylinderepithel übergeht. Die einzelnen Elemente des Körperepithels sind wie die Fig. 3—6 zeigen, niedrige, platte, polygonale, häufig ziemlich regelmäßig fünf- oder sechsseitige Zellen von 8—11 μ Durchmesser. Der immer deutlich nachweisbare Kern zeigt eine große Mannigfaltigkeit der Form. Selten ist er kugelig, häufig dagegen unregelmäßig, lappig. Es ist kaum anzunehmen, daß dieser Formenwechsel des Kerns auf künstliche Verunstaltung infolge von Reagenzwirkung beruht, denn die verschiedensten Reagentien ergaben immer dieselben unregelmäßigen Formen.

Paneth beschreibt an den Kernen von lebend beobachteten Tieren amöboide Bewegungen. Ob das wirklich der Fall ist, konnte ich natürlich an meinem konservierten Material nicht entscheiden, doch läßt sich die von mir beobachtete Mannigfaltigkeit der Form des Kernes wohl in diesem Sinne deuten. Ein Kernkörperchen läßt sich in den Zellen nur relativ selten nachweisen. Das Protoplasma dieser Zellen ist grobkörnig und geht in einzelnen Strängen, den sogenannten Interzellularbrücken, in das der benachbarten Zellen über, wodurch dem Beobachter auf den ersten Blick eine blasige Interzellularsubstanz vorgetäuscht werden kann. Die so zwischen den Zellen entstehenden Intercellularräume sind, wie weiter unten gezeigt werden soll, bei der relativen Kleinheit der Kiemen für die Atmung von großer Bedeutung. In dem Protoplasma der Zellen finden sich in der Nähe des Kernes oft stark lichtbrechende, fettkügelchenartige Tröpfchen. Die Zellen schwärzen sich aber weder mit Osmiumsäure, noch färben sie sich mit Fettfarbstoffen, enthalten also sicher kein Fett.

Von dem letzten Viertel der Schnauze etwa an nehmen die Epithel-

zellen ganz allmählich an Höhe zu, bis sie an der äußersten Spitze des Rüssels lang cylindrisch werden und ungefähr 10—12mal so hoch als breit sind (Fig. 4 u. 6). Diese Cylinderzellen schließen lückenlos aneinander und sitzen der darunter liegenden Membrana propria mit glattem Rande auf, sind aber auf keinen Fall an dem basalen Ende wurzelartig ausgefranst, wie das von Boll behauptet und abgebildet worden ist.

Im Gegensatz zu den flachen Epithelzellen der übrigen Körperoberfläche ist der Kern der Cylinderzellen immer von recht regelmäßiger Gestalt, meist länglich oval mit netzförmig angeordnetem Chromatin und ohne Kernkörperchen.

Zwischen diesen eben beschriebenen einfachen kubischen und cylindrischen Epithelzellen fallen zwei von diesen verschiedene Zellformen auf, nämlich einzeln stehende Becherzellen (Fig. 4 u. 5 *bz*) und knospenartig angeordnete Sinneszellen (Fig. 4 u. 5 *sk*).

Was die Topographie der Becherzellen anbetrifft, so finden sie sich zerstreut über die ganze Körperoberfläche, doch zumeist nur so selten, daß man erst mehrere Schnitte genau durchmustern muß, um eine von ihnen aufzufinden. Nur an wenigen Stellen stehen sie dichter beisammen, so einmal am freien Rande der Bauchflosse, wo sie sich in lückenloser Reihe finden, und dann an der Schnauze, und hier wieder um so zahlreicher, je mehr man sich der die Mundöffnung umgebenden Ringlippe nähert. Hier kann man besonders schön alle Übergänge von kugeligen bis zu langgestreckten, typisch flaschenartigen Formen verfolgen. Während die kugeligen Becherzellen zwischen den flachen oder kubischen Epithelzellen stehen, wie das die Fig. 4 u. 5 *bz* zeigen, finden sich die langgestreckten Formen ausschließlich zwischen den hohen, cylindrischen Zellen der Lippenränder.

An dem basalen Ende der Becherzellen findet sich, wie ich das auf den Fig. 6 *a* bis *e*, die alle vorkommenden Formen von Becherzellen zeigen, dargestellt habe, den übrigen Teil der Zelle, die eigentliche Theca, schalenförmig umfassend, eine, den stets nierenförmigen Kern umschließende Protoplasmaansammlung, die sich in den meisten Fällen in eine mehr oder weniger lange fußartige Ausziehung fortsetzt (Fig. 6 *c*, *d* und *e*), mit der sich die Zelle in das darunter liegende Bindegewebe einsenkt. In vielen Fällen erscheint dieser Fortsatz noch in zwei Zipfel aufgespalten. Der periphere und bei weitem größere Teil der Zelle, die Theca, ist von einem feinkörnigen Secret angefüllt und setzt sich in einen engen, die Cuticula durchbrechenden Hals fort, durch den das Secret nach außen entleert wird. Häufig findet man auch noch außerhalb der Cuticula, der Öffnung des Halskanals aufsitzend, einen kleinen

Secrettropfen. Bei den mehr kugeligen Drüsenzellen fehlt der Ausführgang und das Secret wird durch Platzen der hier sehr dünnen Cuticula frei. Man findet dementsprechend an diesen Zellen einen viel größeren, die ganze Breite der Zellen einnehmenden Secretpfropfen den Zellen außen aufsitzen.

Was die Form des Secretes anbetrifft, so findet man es innerhalb der Zellen meist in Form von feineren oder gröberen Granula, seltener weist dasselbe eine fädige Struktur auf. Die Form des Secrets ist in den basalen Teilen der Theca am deutlichsten, während der Zellinhalt nach der Spitze der Zellen zu immer homogener wird und der den Zellen außen aufsitzende Secrettropfen vollkommen strukturlos erscheint.

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, das Secret mikrochemisch zu untersuchen, aus Mangel an lebendem Material. Die färberischen Reaktionen, die ich mit diesen Zellen anstellte, sprechen jedoch, ebenso wie die Form des Zellen dafür, daß wir es hier mit typischen Schleimzellen zu tun haben, wie sie sich in so weiter Verbreitung im Darmtractus der Wirbeltiere finden, und wie sie auch in der Epidermis der niedersten Wirbeltiere ganz allgemein vorkommen.

Die Secrettropfen zeigen nämlich eine ganz exquisite Basophilie. So färben sie sich intensiv mit einfachen basischen Farbstoffen, wie Methylenblau, Methylviolett usw. und nehmen auch aus heterogenen Farbgemischen, d. h. aus solchen, die basische und saure Farbstoffe enthalten, immer nur die ersteren an. Mit der Biondischen Farblösung färben sie sich intensiv blaugrün. Ferner zeigen sie metachromatischen Farbstoffen gegenüber eine ausgesprochene Metachromasie. Am schönsten tritt das hervor bei dem von mir vielfach benutzten Cresylviolett R. B. Während sich mit ihm die Kerne blauviolett färben, heben sich die Becherzellen aus dem Epithel durch ihre leuchtend rote Farbe vorzüglich ab. Schließlich habe ich dann, um ganz sicher zu gehen, auch noch das Mayersche Mucicarmin zum Vergleich herangezogen. Auch dieses ergab ein positives Resultat, die Secretkörnchen wurden von ihm intensiv rot gefärbt, so daß es wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß wir es hier mit echten Schleimzellen zu tun haben.

Aber nicht allein das Verhalten der Becherzellen den eben erwähnten Farblösungen gegenüber, sondern auch ihre reichliche Anhäufung in der unmittelbaren Nähe der Mundöffnung läßt es berechtigt erscheinen, die Zellen für Schleimzellen zu halten. Ihr Secret wird wohl wahrscheinlich dazu dienen, die Beutetiere nach dem Ergreifen einzuschleimen.

Außer den cylindrischen und Becherzellen in den verschiedenen, soeben geschilderten Formen treffen wir nun zwischen diesen an der

Schnauzenspitze noch knospenartige Bildungen, und zwar um so zahlreicher, je mehr wir uns der Mundöffnung nähern (Fig. 4). An der dorsalen Seite der Ringlippe stehen die Knospen sehr oft fast lückenlos nebeneinander, während ihre Zahl an der ventralen Seite viel geringer ist.

Die Knospen durchsetzen die ganze Höhe des Cylinderepithels, und in nicht seltenen Fällen dringen sie noch tiefer in das darunter gelegene Bindegewebe ein. Sie sind meist von ovoider Gestalt und sitzen mit breiter, gewölbter Basis der Bindegewebsschicht auf, um sich cuticularwärts mehr oder weniger stark zu verjüngen. Ihr Umfang ist, wie die Fig. 4 (*sk*) erkennen läßt, ein sehr verschiedener und ihr Durchmesser schwankt zwischen 10—50 μ.

Die Knospen entstehen durch gruppenweise Zusammenlagerung von cylindrischen Zellen, wodurch sie sich schon scharf von dem gewöhnlichen Cylinderepithel abheben. Ihre Abgrenzung wird aber noch dadurch vervollständigt, daß die Knospen von einer deutlichen, 3—5 μ starken, dichten bindegewebigen Hülle umgeben sind, die dem darunter liegenden Bindegewebe entstammt. Das tritt besonders bei den großen Knospen in die Erscheinung, die mit ihrer Basis schon weit in die Bindegewebsschicht hineinragen, ist aber auch bei den kleinen Knospen kaum zu verkennen (Fig. 4).

Was nun die Struktur der Knospen anlangt, so kann man mehrere Arten der Ausbildung unterscheiden. Die große Mehrzahl der Knospen hat ungefähr die Höhe der umgebenden Cylinderepithelzellen und besteht nur aus einer Art von Zellen, nämlich einfachen, zwiebelschalenartig angeordneten Cylinderzellen. Der Zelleib erscheint schwach gefärbt, während die ungefähr in gleicher Höhe mit denen der benachbarten Cylinderzellen liegenden Kerne sich stets intensiv färben und deutlich hervortreten. Zwischen den Knospen treten dann noch häufig äußerst schmale, aber immer sehr stark gefärbte Cylinderzellen auf, die so aussehen, als ob sie durch die Knospen komprimiert wären.

Neben diesen cylindrischen Zellen finden sich, wenn auch nicht in allen Knospen, so doch durchaus nicht selten, auch noch Becherzellen von flaschen- oder sanduhrartiger Gestalt, die die ganze Höhe der Knospe durchsetzen, mittels eines engen Halskanals die Cuticula durchdringen und nach außen münden, wie ich das auf Fig. 5 dargestellt habe.

Relativ selten ist eine dritte Art von Knospen (Fig. 7). Wie bei den Sinnesknospen der Wirbeltiere, die aus zweierlei Elementen, den eigentlichen Sinneszellen und den zwischen diesen stehenden oder sie umhüllenden Stützzellen bestehen, so kann man auch an diesen Knospen zwei Zellarten unterscheiden. Die die Mitte der Knospe einnehmenden

Zellen (*s.z*) sind hoch, schmal und cylindrisch und erscheinen meist, wie die noch zusammengefalteten Blätter einer Blattknospe, etwas schraubig gedreht und durchsetzen die Knospe von der Basis bis zur Spitze. Basalwärts gehen sie in einen fadenförmigen Fortsatz aus. Das periphere Ende der Zellen verjüngt sich ebenfalls sehr stark und durchdringt als schmaler stiftchenartiger Fortsatz die Cuticula. Die Fortsätze lagern sich nun sämtlich zu einem schmalen Bündel zusammen. Diese Zellen zeichnen sich immer dadurch aus, daß sie sich mit sauren Farbstoffen, z. B. dem Säurefuchsin des Biondi-Gemisches intensiv färben, auch durch die Bielschofskysche Versilberungsmethode werden sie stark geschwärzt, so daß der Kern nur noch undeutlich sichtbar ist. Dagegen geben sie bei der Heidenhainschen Färbung den Farblack relativ leicht ab, so daß der große Kern gut hervortritt. Er liegt meist in dem basalen, seltener in dem mittleren Teil der Zellen und weist eine reichliche Menge Chromatin auf. Die Zahl dieser Zellen ist in jeder Knospe nur eine beschränkte und kommen in einer, je nach der Größe derselben, nie mehr als zehn bis fünfzehn vor.

Um diese die Knospenmitte einnehmenden Elemente liegen in größerer Zahl einfache cylindrische Zellen (*stz*), wie sich solche auch in den oben beschriebenen Arten von Knospen finden.

Es tritt nun natürlich die Frage auf, welcher Natur diese Knospenbildungen sind. Haben wir es hier mit Sinnesknospen zu tun, wie sie in der Haut der Wirbeltiere in so weiter Verbreitung gefunden werden, und wie sie auch bei Wirbellosen im Oberflächenepithel schon beschrieben worden sind, oder handelt es sich nur um eine knospenartige Zusammenlagerung von cylindrischen Epithelzellen, die nur topographischen, aber keinen funktionellen Wert besitzt.

Zur Entscheidung dieser Frage mußte ich mich natürlich mit dem Verhalten der Nerven zu den Knospen befassen. Die Nerven, die zu dem Oberflächenepithel treten, lassen sich sowohl durch Methylenblau, als auch durch die oben beschriebene Vergoldung relativ vollständig darstellen. Man sieht auf Medianschnitten durch die Schnauzenspitze, denn nur auf solchen sind die Knospen in ihrer ganzen Höhe getroffen, wie zu einzelnen derselben ein, sich von dem umgebenden Gewebe scharf und deutlich abhebender Nerv (*n*) verläuft. Dieser tritt in der Mitte der konvexen Basis der Knospe in diese ein, wobei sich seine Fibrillen stets etwas auflockern. Es ist nun, wegen der intensiven Färbung der mittleren, stiftchentragenden Zellen sehr schwer zu entscheiden, wie die Nervenfasern mit dem basalen Fortsatz derselben in Verbindung treten. Auf manchen Präparaten habe ich den Eindruck gewonnen,

als ob ein kontinuierlicher Übergang der Nervenfaser in den fadenförmigen Fortsatz der Zelle stattfindet, auf andern wieder sieht es so aus, als ob sich die Nervenfaser an ihrem Ende gabelig aufspaltet und mit diesen so entstehenden Ästen den basalen Fortsatz der Zelle umfaßt. Wie dem aber auch sei, so viel steht unzweifelhaft fest, daß hier eine Verbindung der Knospen mit Nerven vorliegt, und zwar derart, daß an dieser Verbindung immer nur die mittleren stiftchentragenden Zellen beteiligt sind, während die mehr nach dem Rande der Knospe stehenden einfachen fortsatzlosen Cylinderzellen keine Verbindung mit Nervenfasern eingehen.

Nach diesen Darlegungen dürfte es wohl als zweifellos erscheinen, daß wir die Knospen, bei denen man eine Verbindung mit einem Nerven in der eben beschriebenen Weise nachweisen kann, als Sinnesknospen bezeichnen muß. Für diesen Umstand spricht aber außer ihrer Lage in der unmittelbaren Nähe der Mundöffnung noch die Ausbildung der oben beschriebenen stiftchenartigen Fortsätze an den mittleren Zellen, die die gerade hier äußerst derbe Cuticula durchdringen und so für die Aufnahme von Reizen besonders geeignet erscheinen, so daß man die mittleren Zellen als die reizperzipierenden Elemente der Knospe, als die eigentlichen Sinneszellen derselben ansprechen muß.

Was nun die übrigen knospenartigen Gebilde anlangt, zu denen man keine Nerven hinzutreten sieht, und in deren Mitte sich auch keine Stiftchenzellen finden, sondern die nur aus einfachen cylindrischen Zellen bestehen, so stellen dieselben allem Anscheine nach nur knospenähnliche Zusammenlagerungen von Epithelzellen dar, denen man weiter keinen als einen rein topographischen Charakter zuerkennen kann.

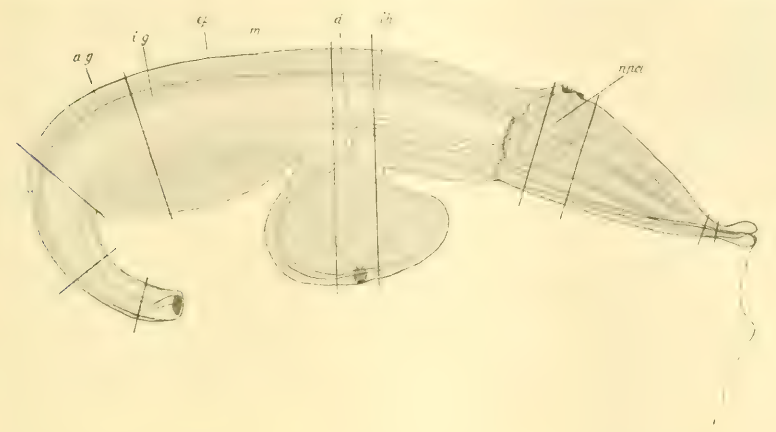
Die Grundlage aller dieser, das Körperepithel zusammensetzenden Elemente bildet eine Membrana propria. Sie ist am wenigsten deutlich zu erkennen am rostralen Körperende, wird aber caudalwärts deutlicher und dicker und mißt hier im Durchschnitt 0,4—0,5 μ. Eine Struktur ist an ihr nicht zu bemerken. Sie färbt sich stets sehr kräftig, so z. B. mit der Biondi-Lösung intensiv rot (Fig. 4 u. 5 *mp*).

V. Kapitel: Die Stützsubstanz.

Die Stützsubstanz des Körpers der Pterotracheen wird gebildet von einer, die große Masse des Tieres ausmachenden Gallertmasse, die wohl von früheren Untersuchern erwähnt, aber nicht eingehender studiert worden ist, und die deshalb hier genauer beschrieben werden soll.

Was zunächst die Topographie derselben anlangt (Fextfig. 1—11), so muß ich im Gegensatz zu den früheren Beobachtern vor allem hervor-

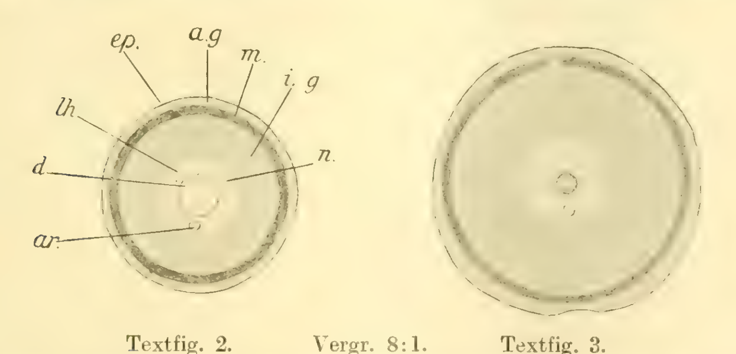
heben, daß wir in den meisten Regionen des Körpers nicht nur von einer Gallerte, sondern von zwei Gallertschichten sprechen müssen, einer äußeren dünneren (*ag*) und einer inneren dickeren (*ig*), die durch



Textfig. 1.

Schematischer Längsschnitt durch *Pterotrachea*. Vergr. 2:1. *a.g*, äußerer Gallertschlauch; *i.g*, innerer Gallertschlauch; *e.p*, Körperepithel; *d*, Verdauungsrohr; *lh*, Leibeshöhle; *m*, Körpermuskelschlauch; *nucl*, Nucleus.

den Körpermuskelschlauch getrennt werden. Eine einheitliche Gallerte findet sich nur an der Schnauzenspitze, in der Schwanzflosse und in



Textfig. 2. Vergr. 8:1. Textfig. 3.

Querschnitte durch *Pterotrachea* an den mit Strichen bezeichneten Stellen der Fig. 1. *ar*, Körperarterie; *d*, Verdauungsrohr; *lh*, Leibeshöhle; *ep*, Korperepithel; *ag*, äußerer Gallertschlauch; *m*, Körpermuskelschlauch; *ig*, innerer Gallertschlauch; *n*, Nerven.

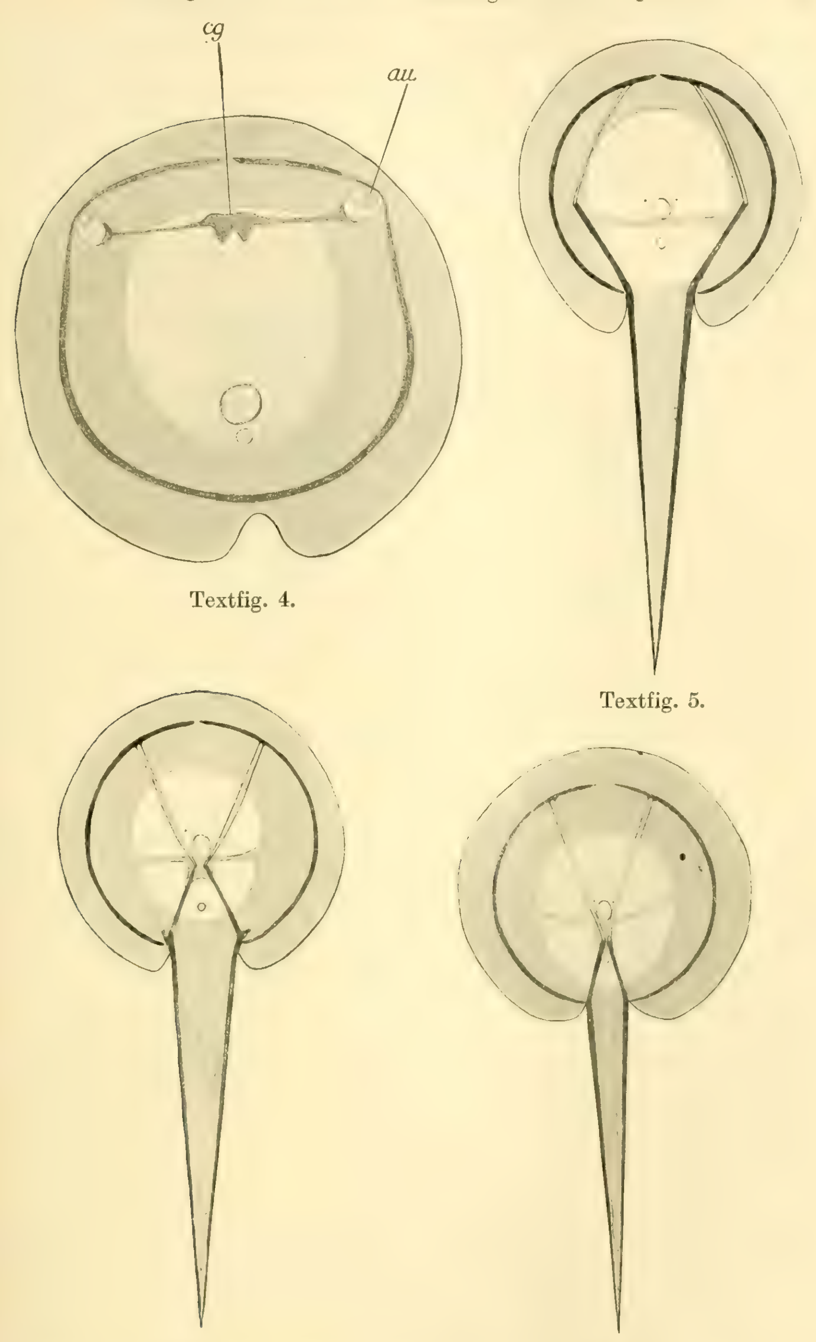
der Bauchflosse, und da die meisten Autoren gerade die letztere Stelle zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht haben, so erklärt sich daraus die Tatsache, daß immer nur von einer einheitlichen Gallertmasse die Rede ist.

Wir wollen nun zunächst die äußere Gallertschicht näher betrachten. Sie beginnt vorn an der Ringlippe und setzt sich über den Kopf hinaus bis zum Nucleus hin fort. Sie ist an der Schnauze dünn, verdickt sich am Kopf sehr stark und erreicht hier eine Stärke von 1 bis 1.5 mm. um sich im hinteren Teil des Körpers wieder zu verdünnen. Es stellt so die äußere Gallerte einen, den ganzen Tierkörper von der Schnauze bis zur Schwanzflossenwurzel umhüllenden Schlauch dar. der an der letzteren Stelle mit scharfem Rand endet. Wir können also an ihm eine vordere kleinere, dem Munde, und eine hintere, dem Ansatz der Schwanzflosse entsprechende größere Öffnung unterscheiden. Außerdem aber findet sich in der ventralen Wand dieses äußeren Gallertschlauches noch eine dritte, aber nicht wie die beiden andern kreisrunde, sondern schlitzförmige Öffnung, die der Ansatzstelle der Bauchflosse entspricht.

Die innere Gallerte beginnt ungefähr in der Höhe des hinteren Endes der Buccalmasse, schwillt sofort zur 10—20fachen Dicke der hier nur dünnen äußeren Gallerte an und durchsetzt nun in ungefähr gleichbleibender Stärke ihrerseits als zweiter, innerer Gallertschlauch den Tierkörper, dessen hauptsächlichsten Bestandteil sie bildet. Im Gegensatz zum äußeren Gallertschlauch hat der innere nur eine, und zwar vordere Öffnung. An der Schwanzflossenbasis angelangt, tritt er durch die hintere Öffnung des äußeren Gallertschlauches hindurch und in die Schwanzflosse ein, deren Hauptmasse er ausmacht. Die innere Gallertschicht legt sich nicht dem Nucleus an, sondern bildet eine der Form des letzteren entsprechende muldenförmige Vertiefung, die durch einen deutlichen Zwischenraum von dem Nucleus getrennt ist. Ein ganz ähnliches Verhalten wie bei seinem Eintritt in die Schwanzflosse zeigt der innere Gallertschlauch auch gegenüber der Bauchflosse. Er durchsetzt hier ebenfalls den ventralen Schlitz des äußeren Gallertschlauches, um in die Bauchflosse zu gelangen.

Nach innen zu begrenzt der innere Gallertschlauch eine den Körper in seiner ganzen Länge durchziehende, den Verdauungsschlauch und die ihn begleitenden Gefäße und Nerven in sich aufnehmende Höhle, die Leibeshöhle, deren nähere Beschreibung an andrer Stelle erfolgen soll.

Was nun den feineren Bau der Gallerte anlangt, so begegnet seine Untersuchung großen Schwierigkeiten, da sich die Gallerte den gebräuchlichen Farbstoffen gegenüber ziemlich refraktär verhält. Eine einzige Ausnahme hiervon macht das von mir schon mehrfach erwähnte Cresylviolett, womit sich die Gallerte intensiv metachromatisch rot



Textfig. 4.

Textfig. 5.

Textfig. 6.

Textfig. 7.

Querschnitte durch *Pterotrachea* an den mit Strichen bezeichneten Stellen der Fig. 1. Vergr. 4:1.
cg, Cerebralganglion; *au*, Auge.

färbt, so daß es gelingt eine Grundsubstanz und in ihr eingeschlossen zellige Elemente zu unterscheiden. Mit allen andern von mir verwandten Farblösungen gelingt es wohl die Zellen darzustellen, doch nimmt die Grundsubstanz nur einen, oft kaum wahrnehmbaren, matten Ton an. Mit dem Biondischen Farbgemisch z. B. färbt sich die letztere ganz schwach blau.

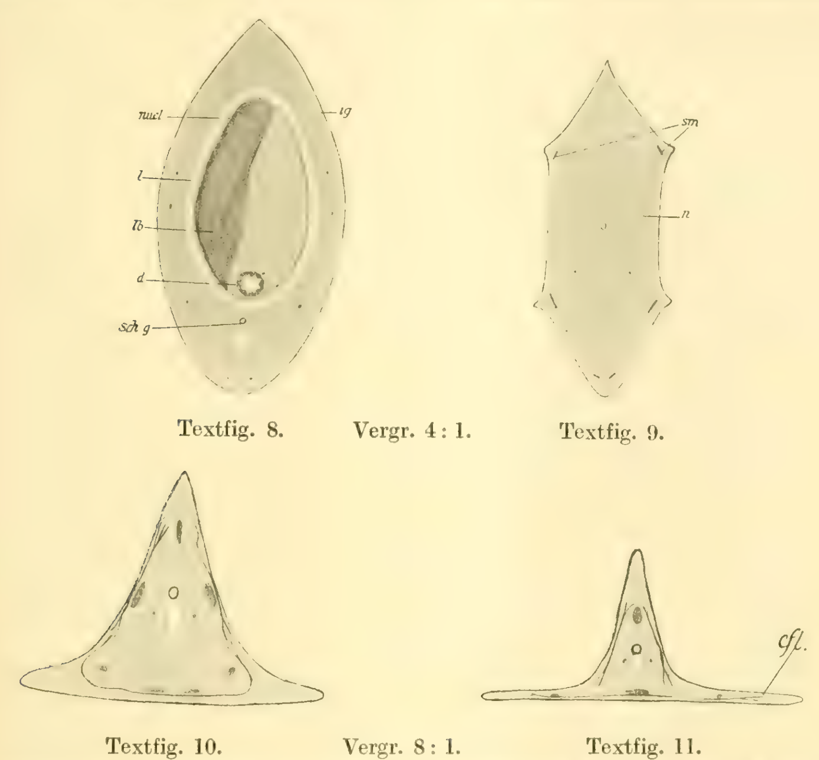
Die Grundsubstanz zeigt im großen und ganzen einen ausgesprochen schwammigen Bau, und zwar dergestalt, daß das spongiöse Gerüst in den äußeren Gallertschichten fast bis zur Homogenität verdichtet ist, während es sich nach innen zu allmählich auflichtet (Fig. 8). Die äußere Gallerte weist eine viel dichtere Grundmasse auf wie die innere. Ihre äußerste, auf das Oberflächenepithel unmittelbar folgende Schicht läßt bei Färbung mit Cresylviolett in einer tiefrot gefärbten Grundsubstanz zahlreiche, dicht gedrängte Vacuolen erkennen und sieht auf den ersten Blick einem sehr zellreichen hyalinen Wirbeltierknorpel nicht unähnlich. Nach innen zu werden die Vacuolen immer größer und lassen deutliche Kommunikationslücken erkennen (Fig. 8 *l*). Die sie trennenden Scheidewände der Grundmasse treten sehr scharf hervor und machen den Eindruck von sich vielfach verzweigenden Balken. Noch weltmaschiger wird dieses Balkenwerk in der inneren Gallerte, so daß hier bei oberflächlicher Beobachtung ein faseriger Bau der Grundsubstanz vorgetäuscht wird.

An vielen Stellen wird diese vacuolisierte Grundsubstanz, vor allem die der äußeren Gallerte durchsetzt von engeren oder weiteren, mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Kanälen mit verdichteter Wand (Fig. 8 *k*). Ohne Zweifel handelt es sich hier um Kanälchen, durch die die Nervenfasern zum Oberflächenepithel gelangen.

Natürlich könnte die Frage aufgeworfen werden, ob wir in dem schwammigen Bau der Grundsubstanz eine präexistente Bildung oder aber ein Kunstprodukt vor uns haben, hervorgerufen durch die Einwirkung der zur Fixation und Weiterbehandlung benutzten Reagentien. Wenn ich auch die Möglichkeit, daß es sich hier um ein Kunstprodukt handelt, nicht absolut ausschließen kann, da ich leider nicht in der Lage war, an lebendem Material arbeiten zu können, so sprechen doch gewichtige Tatsachen dagegen. Vor allem muß es doch auffallend erscheinen, daß das in Rede stehende Schwammwerk bei allen, in ihren Wirkungen so verschiedenen Fixationsmitteln wie Formalin, Kaliumbichromat, Sublimat usw., immer das gleiche Aussehen darbietet. Diese Erscheinung läßt sich meiner Ansicht nach nur so erklären, daß wir es hier mit einer präexistenten, geformten Grundmasse zu tun haben,

deren Hohlraumsystem mit Flüssigkeit gefüllt ist. Für die letztere Annahme spricht auch der Umstand, daß die Gallerte dann, wenn sie am unverletzten Tier angeschnitten wird, zusammenklappt unter Austritt einer nicht unbeträchtlichen Flüssigkeitsmenge.

Sowohl nach außen, gegen die Membrana propria des Oberflächenepithels, als auch nach innen, gegen die Leibeshöhle, setzt sich die äußere, bzw. die innere Gallerte durch eine sehr deutlich entwickelte



Textfig. 8. Vergr. 4 : 1. Textfig. 9.

Textfig. 10. Vergr. 8 : 1. Textfig. 11.

Querschnitte durch *Pterotrachea* an den mit Strichen bezeichneten Stellen der Fig. 1. *d*, Verdauungsrohr; *cfl*, Endflosse; *ig*, innerer Gallertschlauch; *lb*, Leber; *n*, Nerven; *nucl*, Nucleus; *schg*, Schwanzgefäß; *sm*, Schwanzmuskeln; *l*, Leibeshöhle.

Grenzmembran ab, die durch eine Verdichtung der Grundsubstanz entstanden zu denken ist. Gegen den Muskelschlauch ist die Grundsubstanz weit weniger scharf abgesetzt.

Meine bisherige Beschreibung gilt für die Gallerte des weitaus größten Teiles des Körpers. Nur an der Schnauzenspitze, sowie an den buckelförmigen Hervorragungen der Körperwand zeigt sie eine wichtige Veränderung. Was zunächst die erstere Stelle betrifft, so verändert da, wo sich der Schlund in die Buccalmasse einsenkt, die Grund-

substanz der Gallerte ganz plötzlich sowohl ihre Struktur als auch ihre färberische Reaktion (Fig. 14 *g*). Der blasig-schaumige Bau verschwindet vollständig, die Grundsubstanz wird homogen. Gleichzeitig damit verändert sich auch ihre färberische Reaktion. Während sich, wie oben erwähnt, vorher, d. h. an dem übrigen Körper des Tieres, die Grundsubstanz als basophil, sowohl dem BIONDI-Gemisch, als auch Cresylviolett gegenüber erwies, färbt sie sich jetzt mit ersterem rot, mit letzterem schwach blau, ist mithin acidophil.

Genau die gleichen Veränderungen in der Struktur und in dem färberischen Verhalten zeigt die Grundmasse der Gallerte an den buckelförmigen Erhebungen der Leibeswand und der Schwanzflosse, an der dieselben in jederseits zwei Reihen über den später zu erwähnenden Muskelbändern stehen, und welche Stelle sich auch als ganz besonders günstig für ihre Untersuchung erwies. Zu erwähnen wäre nur noch, daß der Übergang von der einen Form der Grundsubstanz in die andre hier nicht so plötzlich wie an der Schnauzenspitze, sondern ganz allmählich erfolgt (Fig. 13).

Was nun die zelligen Bestandteile des gallertigen Stützgewebes anbetrifft, so kann man mehrere Formen derselben unterscheiden. Zunächst fallen große, rundliche, fortsatzlose Zellen auf mit exzentrisch gelegenem, ovoidem oder nierenförmigem Kern (Fig. 9 *a*). Diese Zellen erscheinen oft stark vacuolisiert. Leider ist es mir aber nicht gelungen den Inhalt der Vacuolen festzustellen. Ich kann nur so viel behaupten, daß es sich bei demselben keinesfalls um Fett handelt. Wenn die Zellen auch auf den ersten Blick an die Fettzellen von Wirbeltieren erinnern, so verhalten sie sich doch sowohl gegen Osmiumsäure als auch gegen Fettfarbstoffe refraktär.

Neben diesen Zellen mit vollständig glattem Kontur findet man in wechselnder Menge andere mit stumpfen, bald längeren, schmaleren, fingerförmigen, bald kürzeren, breiteren, lappigen Fortsätzen (Fig. 9 *b*). Diese Zellen finden sich bald mitten in der Gallerte, bald dicht unter der Membrana propria des äußeren Epithels, so daß es scheinen möchte, als ob sie in diese eingelagert wären. Ich habe mich jedoch davon überzeugt, daß letzteres nicht der Fall ist, sondern daß die Zellen noch dem Stützgewebe angehören. Was die Struktur dieser Zellen anlangt, so sind sie, ebenso wie die vorher beschriebenen glattkonturierten Zellen, denen sie auch an Größe ungefähr gleichkommen, oft reich vacuolisiert und enthalten immer einen chromatinreichen, exzentrisch gelegenen, rundlichen oder nierenförmigen Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen.

Berücksichtigt man die Gestalt dieser Zellen, ferner ihre Verteilung in der Gallerte und weiterhin die Tatsache, daß man alle nur möglichen Übergänge zwischen rein kugeligen und stark gelappten Zellen unschwer auffinden kann, so dürfte es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß wir es hier mit Wanderzellen zu tun haben, die intra vitam amöboide Bewegungen ausführen und durch die Gallertsubstanz hindurchwandern.

Während sich meine bisherige Beschreibung der zelligen Elemente der Stützsubstanz auf den eigentlichen Körper des Tieres bezog, trifft man in den Anhängen des Tierkörpers, d. h. den Flossen, etwas abweichende Verhältnisse. Die Grundsubstanz zeigt zwar auch hier den gleichen Bau, dagegen finden sich in den zelligen Bestandteilen nicht unwesentliche Unterschiede. Man trifft hier nämlich neben den amöboiden Zellen noch solche von mehr oder weniger sternförmiger Gestalt (Fig. 9 *c*). Sie haben einen polyedrischen Zellkörper und kurze, sich oft reichlich verzweigende Fortsätze. Der Zellkörper zeigt niemals Vacuolisierung, sondern besitzt ein granuläres Protoplasma. Der meist zentral gelegene Kern läßt ein deutlich netzförmig angeordnetes Chromatin und stets ein bis drei kugelige Kernkörperchen erkennen.

An dritter Stelle begegnet man dann hier außerordentlich charakteristischen Elementen, die schon öfter beschrieben, aber verschieden gedeutet worden sind. Edinger sieht in ihnen multipolare Ganglienzellen, Paneth dagegen hält sie für Bindegewebszellen. Um über die wahre Natur dieser Zellen ins Reine zu kommen, habe ich die verschiedensten Färbemethoden angewandt und die Zellen nicht nur auf Flächenpräparaten, sondern auch auf Längs- und Querschnitten untersucht. Diese Zellen (Fig. 10) haben einen großen, etwa 20—25 μ im Durchmesser haltenden Zelleib von polyedrischer Gestalt mit ausgezogenen Ecken. Die letzteren setzen sich in lange, sich reichlich verästelnde Ausläufer fort, die sich allmählich verjüngen und mit unmeßbar feinen Enden frei in der Gallerte endigen (Fig. 11). Das Plasma der Zellen (Fig. 10) weist eine äußerst feine Netzstruktur auf, die besonders an der Basis der Ausläufer deutlich in die Erscheinung tritt. Ebenso kann man auch an den Verzweigungsstellen der Ausläufer ein feines Reticulum wahrnehmen, während die letzteren selber vollkommen homogen erscheinen. Der Zellkörper umschließt einen, im Durchschnitt 10 μ großen, zentral gelegenen Kern, der von einer dünnen, sich scharf abhebenden Kernmembran umgeben ist. Das Chromatin liegt der letzteren in winzig kleinen Brocken dicht an. Von ihnen ziehen feine Stränge zu einem großen, etwa den vierten Teil des Kernvolumens ausmachenden, zentral gelegenen Chromatinklumpen. Außerdem sieht man im Innern des

Kernes stets ein bis drei, seltener bis zu sechs kugelige, stark lichtbrechende Kernkörperchen, nicht selten der zentralen Chromatinmasse unmittelbar dicht aufgelagert.

Was nun die Natur dieser Zellen anlangt, so muß man ja ohne weiteres zugeben, daß sie in ihrer äußeren Erscheinung große Ähnlichkeit mit multipolaren Ganglienzellen aufweisen. Bei einer genauen Untersuchung ihrer Struktur und eingehenden Verfolgung der äußerst langen Ausläufer wird man aber finden, daß denselben alle Eigenschaften von echten Nervenzellen mit Ausnahme die der äußeren Gestalt, fehlen. Man findet nämlich niemals, weder in der Zelle selbst noch in den Ausläufern und an deren Verzweigungsstellen auch nur eine Andeutung von Fibrillen, sondern nur immer, wie schon erwähnt, ein zartes protoplasmatisches Netzwerk. Was den Verlauf der Ausläufer und ihrer reichlichen Verzweigungen anbetrifft, so habe ich dieselben bis in ihre feinsten Enden verfolgen können. Ich konnte aber in keinem einzigen Falle die Angaben von Edinger bestätigt finden, daß dieselben mit unzweifelhaften Muskeln in irgendwelchem Zusammenhange stehen. Vielmehr endigen dieselben mit den äußerst feinen Spitzen immer frei in der Grundsubstanz, in der sie auch verlaufen.

Gegen die nervöse Natur dieser Zellen spricht aber außerdem das Vorhandensein eines zwischen ihnen und der Epidermis ausgebreiteten sehr feinen Nervennetzes, mit dem diese Zellen absolut keine Verbindung eingehen. Dagegen spricht für die Stützfunktion dieser Zellen einmal ihre Lage. Sie finden sich nämlich immer innerhalb der Gallertmasse, dem die beiden Lamellen der Bauchflosse trennenden, und eine Fortsetzung der Leibeshöhle bildenden Spalt dicht angelagert und senden ihre Ausläufer nach allen Richtungen hin. Die letzteren dringen, und das ist von besonderer Wichtigkeit für die Festigkeit der Bauchflosse und das Zusammenhalten der beiden Lamellen derselben, von der Gallertschicht der einen Lamelle in die der anderen ein, wobei sie den engen Spalt durchsetzen. Neben dieser Funktion kommt ihnen aber jedenfalls bei dem Mangel von andern Stützelementen noch die zu, dem Fuß bei seinen rudernden Bewegungen die nötige Festigkeit für den Druck gegen das Wasser zu verleihen.

Nach diesen Erwägungen über die Struktur und die Topographie der in Rede stehenden Zellen dürfte es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß man es hier mit echten Bindegewebszellen, keinesfalls aber mit nervösen Elementen zu tun hat.

Schließlich wäre hier noch eine vierte Form von Bindegewebszellen zu erwähnen. Sobald die Grundsubstanz, wie oben gesagt, in der Höhe

des hinteren Endes der Buccalmasse, sowie an den seitlichen Erhebungen des Körpers homogen und acidophil geworden ist, ändert sich auch der Charakter und die topographische Anordnung der in ihr eingeschlossenen Zellen. Zunächst stößt man auf Längsschnitten durch die Schnauzenspitze auf eine der Muskulatur direkt aufgelagerte, nicht ganz kontinuierliche, einfache Schicht von Zellen. Späterhin schiebt sich zwischen sie und das Oberflächenepithel noch eine zweite solche Schicht ein. Meist liegen die Zellen zu kleinen Gruppen von zwei bis sechs zusammen (Fig. 14 *biz*), während sich zwischen die einzelnen Gruppen zellfreie Bezirke der Grundsubstanz einschieben. Im Flächenschnitt (Fig. 12) zeigen sich die Zellen in Strängen angeordnet, die sich gegenseitig zu einem Netz- oder Balkenwerk verbinden.

An den seitlichen pyramidenförmigen Erhebungen der Körperwandungen und der Schwanzflosse (Fig. 13) treten mit der Änderung der Struktur der Grundmasse ebenfalls von den Bindegewebszellen des übrigen Körpers abweichende Zellen auf. An der ziemlich breiten Basis der Erhebungen liegen die Zellen noch relativ vereinzelt, nehmen aber nach der Spitze hin erheblich an Zahl zu und liegen hier meist ohne jegliche Zwischenräume dicht aneinander gedrängt.

Was die Form der Zellen anlangt (Fig. 12 u. 14 *biz*), so erschienen sie in meinen Präparaten immer sternförmig. Von einem, meist 10 μ großen granulierten Zellkörper strahlen sternförmig kurze Ausläufer in wechselnder Zahl aus. Der 3—4 μ große Kern der Zellen ist kugelig, chromatinreich und enthält einen oder mehrere deutliche Nucleolen.

Jede Zelle liegt innerhalb einer meist polyedrischen Höhle der Grundsubstanz und wird umschlossen von einer immer sehr gut ausgeprägten Kapsel (Fig. 12 *k.biz*), d. h. einer durch ihre Färbung scharf abgesetzten, dünnen Schicht der Grundsubstanz. Nicht selten findet man in einer Kapsel zwei Zellen. In den Zellsträngen des Flächenschnittes stoßen die einzelnen Kapseln ohne trennende Grundsubstanz dicht aneinander. Die Kapseln färben sich stets in der gleichen Nuance der Grundsubstanz, sind also ebenfalls acidophil, nur noch in ausgesprochenerem Maße als jene, so daß sie sich durch ihre intensive Färbung von ihr immer gut abheben.

Wie man leicht erkennen wird (Fig. 12—14), zeigen diese Stellen der Gallerte eine wohl nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit dem Knorpel der Wirbeltiere, und dem entsprechen, besonders an der Schnauzenspitze, auch die physikalischen Verhältnisse, da diese den konsistentesten Teil des Tierkörpers, abgesehen natürlich von der Radula, darstellt. Allerdings ergibt sich eine wichtige Verschiedenheit

gegen den Wirbeltierknorpel, und das ist das färberische Verhalten der Gallertsubstanz an den betreffenden Stellen. Hier haben wir eine acidophile Grundsubstanz und stark acidophile Kapseln, beim Wirbeltierknorpel ist die Grundsubstanz, wenigstens zu Teil, basophil, die Kapseln sogar stark basophil.

VI. Kapitel: Die Körpermuskulatur.

An dieser Stelle will ich nur die eigentliche Körpermuskulatur besprechen, während ich die Beschreibung der den einzelnen Organen und Organsystemen angehörigen Muskeln mit diesen zusammen behandeln werde.

Wie schon bei der Schilderung der Topographie der Gallertsubstanz erwähnt, werden die beiden Gallertschichten von der im großen und ganzen ebenso wie die letzteren schlauchförmig angeordneten Körpermuskulatur getrennt. Ich will nun bei der Beschreibung der Muskulatur so vorgehen, daß ich sie, vorn an der Schnauzenspitze anfangend in den einzelnen Regionen des Tierkörpers nach einander durchspreche an der Hand der Textfig. 12 und der Fig. 15 auf Taf. XII.

Der vordere Teil der Schnauze weist eine besonders stark entwickelte Muskulatur auf. Unter der Gallertschicht liegt hier zunächst eine aus mehreren Lagen bestehende und vollkommen geschlossene Ringmuskelschicht, auf die nach innen zu eine etwas schwächere Längsmuskellage folgt. Weiter caudalwärts wird die erstere immer schwächer und verliert sich schließlich ganz, so daß im hinteren Teil der Schnauze nur noch Längsmuskeln vorhanden sind. Dieselben bilden einen anfangs vollkommen geschlossenen Schlauch, der sich aber schon bald in der dorsalen Medianlinie erheblich verdünnt. Weiterhin verlieren sich in dieser Linie die Muskelfasern ganz, so daß dorsalwärts der Muskelschlauch einen medianen Längsspalt aufweist, der ungefähr in der Schnauzenmitte beginnt und über den ganzen Körper verläuft. Dicht vor den Augen findet eine zweite Spaltung dieser Längsmuskelschicht statt, so daß wir nun ein ventrales, unterhalb der Augen und ein dorsales, oberhalb der Augen ziehendes Muskelband unterscheiden können. Das letztere ist, wie bereits erwähnt, in zwei Längsbänder gespalten, während das ventrale erst in der Kopfgegend eine ähnliche Spaltung erfährt, so daß wir dann jederseits von der Medianebene ein dorsales und ein ventrales Längsmuskelband haben (Textfig. 12).

In dem eigentlichen Körper des Tieres zweigen sich nun sowohl von dem dorsalen als auch von dem ventralen Längsmuskelband unter spitzem Winkel fortwährend Muskelfasern ab (Textfig. 12), um in

schrägem Verlauf zum ventralen bzw. dorsalen Längsband zu gelangen, so daß wir in den Seitenteilen des Tieres jederseits zwei, sich überkreuzende Muskelschichten haben. Die Fasern der äußeren Schicht verlaufen vom dorsalen Längsband schräg caudalwärts zum ventralen Längsband, die der inneren Schicht dagegen vom ventralen Längsband schräg caudalwärts zum dorsalen Längsband (Textfig. 12).

Die Muskulatur des Körpers bildet somit nach innen von der äußeren Gallerte einen Schlauch, der im wesentlichen in seinen dorsalen und ventralen Teilen von längsverlaufenden, in den Seitenteilen dagegen von schräg sich überkreuzenden Muskelfasern gebildet wird.



Textfig. 12. Vergr. 1: 1.
Schematische Darstellung des Faserverlaufs in der Körper- und Flossenmuskulatur.

Dieser Muskelschlauch findet dicht vor dem Nucleus sein Ende und zwar so, daß sich die Fasern der einzelnen Schichten dichter zusammenlegen und der Schlauch hier in sechs, jederseits drei Zipfel ausgezogen ist, deren jeder in einen dünnen, längsverlaufenden Faden übergeht. Die Fäden überkreuzen zum Teil den Nucleus und treten in die Schwanzflosse ein (Textfig. 12).

Die letztere setzt sich, wie nochmals hervorgehoben sei, aus einem vorderen größeren und einem kleineren hinteren, herzförmigen Abschnitt zusammen, welch letzteren ich der Einfachheit halber als Endflosse bezeichnen will (Fig. 15 *ef*). Beide Abschnitte der Schwanzflosse stehen im rechten Winkel zueinander, so daß man den vorderen, der durch seitliche Kompression des Tierkörpers entstanden zu denken ist, auch als vertikalen, den hinteren als horizontalen Abschnitt der Schwanzflosse bezeichnen kann. Aus dem letzteren tritt dann noch der Endfaden hervor (Fig. 15 *schfd*).

Die Schwanzflosse besitzt eine Muskulatur, die sich aus jenen, soeben beschriebenen Muskelfäden entwickelt, und die sich aus acht und zwar jederseits vier Längsmuskelbändern zusammensetzt, die aber nur eine längere oder kürzere Strecke getrennt verlaufen. Das am weitesten dorsal verlaufende Muskelpaar nimmt ebenso wie das zweite, mehr ventral ziehende Muskelband seinen Ursprung aus dem, an dem dorsalsten Zipfel des Körpermuskelschlauches ansetzenden Muskelfaden. Es ist das schwächste und vereinigt sich, nachdem die Bänder beider Seiten sich zusammengelegt haben, mit dem darunter liegenden und bei weitem breiteren Muskelband (Fig. 15). Der so aus der Vereinigung der beiden dorsalen Muskelbänder entstandene Strang vereinigt sich im hintersten Teil der Schwanzflosse mit dem am kräftigsten entwickelten, ungefähr in der Mitte der letzteren verlaufenden mittleren Muskelband, nachdem sich zuvor wieder die beiden korrespondierenden Stränge zu einem vereinigt haben. Der so entstandene Muskelfaden gelangt in den abfallenden Kiel der vertikalen Schwanzflosse und tritt in den Endfaden ein (Fig. 15). Das vierte endlich, am weitesten ventral ziehende Muskelband erfährt bei seinem Eintritt in die Endflosse eine Spaltung in zwei Äste (Fig. 15), die zunächst auseinander weichen, und zwar verläuft der stärkere derselben in der Nähe der Mittellinie, der bei weitem schwächere dagegen mehr dem Rande der horizontalen Endflosse genähert. Beim Eintritt in den Schwanzfaden vereinigen sich beide Äste wieder miteinander, so daß wir in der Endflosse jederseits von der Medianebene eine längsverlaufende Muskelschlinge haben. Der vorher erwähnte dorsale und der eben beschriebene ventrale Muskelfaden treten in den Schwanzfaden ein und durchsetzen ihn seiner ganzen Länge nach, der erstere an der Dorsalseite, der letztere an der Ventralseite desselben verlaufend, so daß seine oft beschriebene Beweglichkeit leicht verständlich wird.

Die Bauchflosse, das Hauptbewegungsorgan des Tieres, besteht, wie schon mehrmals erwähnt, aus zwei zur Medianebene symmetrisch gelegenen Lamellen. In jeder derselben liegen unter der Membrana propria des äußeren Epithels zwei Lagen sich kreuzender Muskelfasern (Textfig. 12), die aber in keinem genetischen Zusammenhang mit der Körpermuskulatur stehen, sondern nur sekundär mit dieser in Verbindung getreten sind. Die Muskulatur der Bauchflosse ist also eine selbständige, im gewissen Sinne flosseneigne.

Zur genaueren Untersuchung des Verlaufs der Muskelfasern in der Bauchflosse ist es vorteilhaft, die beiden Lamellen der Bauchflosse zu trennen, was mit Hilfe eines scharfen Skalpells ziemlich leicht gelingt.

Die Muskeln jeder Lamelle (Textfig. 12) nehmen ihren Ursprung

aus drei die ventrale Öffnung des Körpermuskel- und Galiertschlauches durchsetzenden, frei in die Leibeshöhle hineinragenden Muskelstämmen (Textfig. 12). Der am weitesten cranial stehende ist ungefähr doppelt so stark wie der mittelste, dicht hinter ihm sich findende. Während aber die dorsalen Enden des vordersten Paares oben auseinander weichen, legen sich die des mittleren äußerst schmalen Muskelpaares in der Mitte der Leibeshöhle, dicht unter dem Darm aneinander. Genau das gleiche Verhalten wie das zuletzt berschriebene zeigen auch die beiden entschieden breitesten, aber auch kürzesten Muskelstämme des über dem hinteren Rande der Bauchflosse stehenden Paares. An ihrem ventralen Ende lösen sich die Muskelstämme fächerförmig in die sie zusammensetzenden Muskelfasern auf. Die aus den beiden hinteren Stämmen hervorgehenden Fasern bilden die innere Muskellage jeder Flossenlamelle, sie strahlen fächerförmig nach dem ganzen freien Rande der Flosse aus. Dabei bilden sie bis ungefähr zum äußeren Drittel der Flosse eine dünne, kontinuierliche Platte, um sich dann zu ungefähr 20—30 einzelnen Stämmchen zu sammeln, die zwischen sich muskelfreie Fenster lassen. Diese Muskelbündel teilen sich, bevor sie den freien Rand der Flosse erreichen zwei- bis dreimal dichotomisch, und die so entstandenen feinsten Muskelbündelchen setzen sich am Flossenrande an. Ein schlingenförmiges Übergehen dieser feinsten Muskelbündel beider Lamellen ineinander, wie das von Leuckart, Gegenbaur und auch von Kalide beschrieben worden ist, habe ich nicht beobachten können.

Die Fasern der äußeren Schicht jeder Flossenlamelle entstammen den beiden oralen Muskelstämmen. Sie verlaufen im großen und ganzen zunächst parallel zum vorderen, dann zum ventralen Flossenrand. Auch sie bilden zunächst eine zusammenhängende Muskelplatte, um sich dann ebenfalls zu zahlreichen einzelnen Bündelchen zu formieren. Die so entstandenen Bündel teilen sich nicht weiter, sie verjüngen sich stark und setzen sich auch nicht am Flossenrande an, sondern strahlen unter mehr weniger spitzem Winkel in die Bündelchen der inneren Muskelschicht ein.

Wie schon erwähnt, steht die Muskulatur der Bauchflosse in keinem genetischen Zusammenhang mit der Körpermuskulatur. Die drei Paar Ursprungsstämme der Flossenmuskulatur ragen mit ihren dorsalen Enden wie Baumstümpfe frei in die Leibeshöhle hinein und sind hier in je vier bis sechs Zipfel ausgezogen. An jeden dieser Zipfel setzt sich ein vollkommen homogen erscheinender Faden an, der die Leibeshöhle und die dorsale Wand des inneren Gallertschlauches durchsetzt und sich an den Körpermuskelschlauch mit einer fußartigen Ver-

breiterung dicht neben dem dorsalen Längsspalt anheftet. Man zählt jederseits ungefähr 15 solcher homogener Haftfäden, die sämtlich hintereinander jederseits in einer Linie inserieren.

Ich möchte nochmals ausdrücklich hervorheben, daß ich diese durch die Haftfäden geschaffene Verbindung der Muskulatur der Bauchflosse mit dem Körpermuskelschlauch nur für eine sekundär entstandene halte. Ich sehe in den Haftfäden sehnenartige Elemente, die zur Verankerung der Flosse in dem Tierkörper und als Ansatzpunkt für die Flossenmuskeln dienen.

Was nun den physiologischen Wert der eigenartigen Anordnung der Bauchflossenmuskulatur betrifft, so denke ich mir, daß die an die Muskelbündel der inneren Schicht ansetzenden feinen Bündel der äußeren Schicht gewissermaßen als Dilatatoren dienen, die die Flosse bei der Kontraktion nach außen ziehen, während die der inneren Schicht diesen entgegenwirken und die gerade nach auswärts gebogene Stelle des Flossenrandes wieder nach innen ziehen. Werden nun abwechselnd und hintereinander die Fasern der äußeren und inneren Schichten kontrahiert, so kann man sich sehr wohl vorstellen, daß dadurch eine undulierende Bewegung der Bauchflosse, wie sie ja auch am lebenden Tier wahrgenommen wird, zustande kommt.

Beachtet man, wie mit dem Schwinden der Schale in der Reihe *Atlanta*, *Carinaria*, *Pterotrachea* auch der Spindelmuskel rudimentär wird, der zum Hineinziehen des Tieres in die Schale dient, so kommt man zu dem Schluß, daß man bei den Pterotracheen in den drei basalen Muskelstämmen der Bauchflosse noch den letzten Rest dieses bei den schalentragenden Prosobranchiern mächtig entwickelten Muskels zu sehen hat. Er hat bei unserm Tier nur noch die Funktion, die vollständig ungeschützt liegende und frei aus dem Körper hervorragende und das wichtigste Locomotionsorgan des Tieres darstellende Bauchflosse bei drohender Gefahr dichter an den Körper heranzuziehen und sie so wenigstens etwas zu schützen.

Die die Körpermuskulatur zusammensetzenden Elemente sind, wie das schon von Kalide und Wackwitz dargestellt worden ist, im ganzen Körper gleichartig. Die einzelnen Muskelfasern stellen etwa 1 mm lange und in der Mitte ca. 6 μ breite, spindelförmige, auf dem Querschnitt kreisrunde Gebilde dar (Fig. 16 *a* und *b*). Dieselben haben allerdings in der Mitte den größten Durchmesser, es findet sich aber hier keineswegs eine stark abgesetzte bauchförmige Anschwellung, sondern die Fasern verjüngen sich nach den Enden zu ganz allmählich. Hier gehen sie in lange feine Spitzen aus, die zwischen den benachbarten Fasern

endigen. Auf Flächenpräparaten, sowie auf Längsschnitten kann man an den einzelnen Muskelfasern eine deutliche Längsstreifung wahrnehmen. Dieselbe hat ihre Ursache in dem Vorhandensein von stark lichtbrechenden Fibrillen in den Fasern. Die letzteren lassen sich am besten auf Querschnitten durch die Muskelfasern studieren. Dicht unter einer sehr dünnen sacrolemmaartigen verdichteten Außenschicht, die die Fasern doppelt konturiert erscheinen läßt, findet man im Querschnitt einen einfachen Kranz von ungefähr 1 μ dicken kreisrunden Fibrillen. Die einzelnen Fibrillen erscheinen auf den Querschnitten durch breitere oder schmalere Zwischenräume getrennt, je nachdem, ob der Schnitt die Faser in der Mitte oder mehr nach dem Ende zu getroffen hat, da sich die Fibrillen hier dichter zusammenlegen. Die Zahl der Fibrillen beträgt ungefähr 15—20 in jeder Faser.

Innerhalb dieses Fibrillenkranzes findet sich nun das Faserinnere ausgefüllt von Sarcoplasma oder der Marksubstanz (Wackwitz). Dasselbe weist eine körnige Struktur auf, und die einzelnen Körnchen sind oft so angeordnet, daß bei oberflächlicher Betrachtung leicht eine Querstreifung der Muskelfasern vorgetäuscht werden kann.

Jede Faser enthält in der Mitte ihres Verlaufs, also an der breitesten Stelle einen Kern von meist länglich stabförmiger, seltener ellipsoider Gestalt. Derselbe hat einen ungefähren größten Durchmesser von 15 μ und enthält neben reichlichem, netzförmig angeordnetem Chromatin ein bis drei kugelige Kernkörperchen.

Anschließend an die Muskulatur will ich noch zwei in enger Beziehung mit dieser stehende Elemente abhandeln, nämlich die zur Befestigung der Bauchflosse dienenden Sehnenfasern sowie große sich quer zwischen den Muskelbändern der Schwanzflosse ausspannende Zellen, die von Leuckart, Gegenbaur und Kalide wegen ihrer oberflächlichen Ähnlichkeit mit Muskelzellen für muskulöse Elemente gehalten worden sind.

Was die ersteren anbetrifft, so läßt sich nicht viel über sie sagen. Wie schon oben erwähnt, setzen sie einerseits an die zipfelförmigen Ausziehungen der Muskelstümpfe der Bauchmuskulatur und auch an die Oberfläche derselben an und verlaufen, die Leibeshöhle und die dorsalen Teile der inneren Gallerte durchsetzend zu der dorsalen Wand des Körpermuskelschlauches, an die sie sich mit fußartiger Verbreiterung ansetzen. Die Ansatzstellen der Fasern liegen jederseits in einer Linie von dem dorsalen Längsspalt des Muskelschlauches. Was die Struktur der stark glänzend erscheinenden Fasern selbst anlangt, so sind sie vollkommen homogen und enthalten niemals einen Kern. Sie haben eine Länge

von 3—4 mm und eine Dicke von 15 μ. Sie haben in ihrem ganzen Verlauf gleiche Dicke und sind nur an ihrem dorsalen Ende, mit dem sie sich an den Körpermuskelschlauch ansetzen, fußartig verbreitert.

Über die Natur dieser Fäden oder Fasern habe ich mich schon oben dahin ausgesprochen, daß es sich hier jedenfalls um sehnenartige Elemente handelt, die einzig und allein der Flossenmuskulatur als Ansatzpunkt dienen.

Fassen wir nun die großen langgestreckten zelligen Elemente aus der Schwanzflosse näher ins Auge. Was zunächst ihre Topographie anlangt, so wäre zu erwähnen, daß dieselben in zwei Gruppen angeordnet sind, einer dorsalen, aus zum großen Teil in dem abfallenden Kiel der Schwanzflosse verlaufenden Elementen bestehenden und einer ventralen, fast ausschließlich der Endflosse angehörigen Gruppe (Fig. 15), deren Elemente in der Gallertsubstanz zwischen Epidermis und den Längsmuskelbändern sich ausbreiten. Jede Gruppe besteht aus ungefähr 30 Zellen. Die am weitesten cranial gelegenen Elemente der dorsalen Gruppe bestehen noch aus zwei symmetrisch gelegenen mit ihren dorsalen Enden noch nicht verschmolzenen Zellen. Sie beginnen dorsalwärts ungefähr in der Mitte zwischen dem zweiten und dritten Längsmuskelband und reichen ventralwärts bis ziemlich dicht an den äußeren Ast des ventralsten Muskelbandes der Schwanzflosse heran. Weiter nach hinten, wo die drei dorsalen Muskelpaare sich zu einem gemeinsamen Strang vereinigt haben, verschmelzen die Zellen der beiden Seiten mit ihren dorsalen Enden und verlaufen so schlingenartig über dem gemeinsamen Muskelstrang von einer Seite des Endkiels der Schwanzflosse zur andern. Während die vorderen Zellen die längsten sind, verkürzen sie sich nach hinten zu infolge des immer niedriger werdenden Kiels, ziemlich stark.

In der ventralen Gruppe finden sich etwas abweichende Verhältnisse. Die Zellen beginnen dorsal ungefähr in der Mitte zwischen dem stärksten dritten Muskelband der Schwanzflosse und dem äußeren Ast des vierten, am meisten ventral gelegenen. Sämtliche Zellen verlaufen schlingenartig dicht unter den vier Ästen des ventralsten Muskelpaares hindurch von einer Seite der Schwanzflosse bzw. der Endflosse zur andern, sich ebenfalls von vorn nach hinten stark verkürzend.

Was nun den Bau dieser in Rede stehenden Elemente anlangt, so stellen sie mächtig in die Länge gezogene unzweifelhafte Zellen dar (Fig. 17 *stf*). Dieselben sind von spindelförmiger Gestalt und mit langen, sich stark verjüngenden und sich an den Enden dichotomisch teilenden Ausläufern versehen, die ziemlich häufig mit denen benachbarter Zellen verschmelzen und frei in der Gallerte mit äußerst feinen

Spitzen endigen. Das Plasma der Zellen ist von körnigem Aussehen. In der Achse der Zellen sieht man fast immer einen stark lichtbrechenden Faden verlaufen, der an den Achsencylinder von Nervenfasern erinnern könnte. In der Mitte der Zellen, ungefähr an der breitesten Stelle finden sich in der Regel ein bis zwei Kerne von ellipsoider Gestalt und ungefähr 10 μ größtem Durchmesser. Das spärlich vorhandene Chromatin ist der Kernmembran dicht angelagert, während sich in den zentralen Teilen des Kernes zwei bis drei sehr deutliche, aber nur sehr kleine Kernkörperchen wahrnehmen lassen.

Was nun die Auffassung der früheren Autoren (Leuckart, Gegenbaur, Kalide) anlangt, die die in Rede stehenden Zellen für muskulöse Elemente halten, so kann ich mich derselben nicht anschließen, da mir gewichtige Gründe gegen diese Ansicht zu sprechen scheinen. Zunächst ist schon ihr Aussehen, und das tritt besonders auf Goldpräparaten sehr gut in die Erscheinung, ein ganz anderes wie das der Muskelfasern. Die Zellen sind erstens ganz bedeutend größer und mächtiger als die Muskelfasern, sodann weisen sie niemals eine Längsstreifung auf, die gerade bei jenen durch die Vergoldung besonders deutlich hervortritt, und auch der Kern ist im Verhältnis zu der bedeutenden Größe der großen Muskelkerne von verschwindender Kleinheit. Was den fast die ganze Länge der Zellen durchsetzenden Achsenfaden anlangt, der sich niemals in den Muskelfasern hat nachweisen lassen, so sehe ich in demselben einen den Zellen eine besondere Festigkeit verleihenden Bestandteil der letzteren. Die bisher stets beschriebene strickleiterartige Verbindung der Zellen mit den Längsmuskelbündeln kann ich nur als eine sekundär entstandene ansehen. Man sieht nämlich an einzelnen Stellen, wie sich die Muskelscheide eine kurze Strecke saumartig auf die die Muskelbänder überkreuzenden Zellen hinauf fortsetzt, man kann aber, und das erscheint mir von besonderer Wichtigkeit, niemals einen Eintritt der Zellen in die Muskelbündel oder, was ja im Grunde dasselbe wäre, einen Übertritt von Muskelfasern oder auch nur von Fibrillen derselben in die Zellen konstatieren. Die Zellen sind vielmehr abgesehen von der oben erwähnten Fortsetzung der Muskelscheide auf sie nur durch eine Art Kittsubstanz mit den Muskelbändern der Schwanzflosse verbunden. Ein weiterer Grund, der mir gegen die muskulöse Natur dieser Zellen spricht, ist der, daß man niemals einen Zutritt eines Nerven zu den Zellen wahrnehmen kann, was dagegen bei den echten Muskeln in reichlichem Maße gelingt. Was das färberische Verhalten der Zellen betrifft, so weicht auch dieses von dem der Muskelfasern ab, indem sich die ersteren sowohl mit Farblösungen als auch

mit Gold viel intensiver und in einem ganz andern Ton färben, so daß sie deutlich von den Muskeln abstechen.

Fragt man nun nach der Natur dieser unzweifelhaft zelligen Elemente, so kann man nicht umhin, sie für eine besondere, also fünfte Art von Bindegewebszellen mit ausgesprochener Stützfunktion zu erklären. Ihre Aufgabe wird es einmal sein, dem äußerst dünnen Endteil der vertikalen Schwanzflosse und der noch viel dünneren Endflosse die nötige Festigkeit zu verleihen und ein andermal einen festeren Zusammenhalt der letzteren mit der ersteren herbeizuführen.

VII. Kapitel: Die Leibeshöhle.

Bevor ich mich nun zur Beschreibung der inneren Organe des Tieres wende, will ich zunächst an der Hand der Textfig. 1—8 eine Darstellung der jene zum größten Teil umschließenden Leibeshöhle geben. Die letztere stellt im großen und ganzen ein in den verschiedenen Körpergegenden verschieden weites, auf dem Querschnitt kreisrundes Rohr dar und wird, wie schon oben erwähnt, von der inneren Gallertschicht begrenzt mit Ausnahme der Schnauzenspitze, wo die Längsmuskulatur der letzteren ihre äußere Begrenzung bildet. Die Leibeshöhle reicht rostralwärts bis in die Ringlippe hinein, durchsetzt in ihrem weiteren Verlaufe die Schnauze ihrer ganzen Länge nach und tritt dann unterhalb der Augen, unter beträchtlicher Erweiterung ihres Lumens in den eigentlichen Körper des Tieres ein. Sie durchsetzt den letzteren in geradem Verlaufe bis zum Nucleus hin, zieht dann ventralwärts unter demselben hindurch, um unter beträchtlicher Verengerung in die Schwanzflosse einzutreten. Am Ende derselben setzt sie sich in den langen Schwanzfaden hinein fort. Ungefähr in der Mitte der Bauchseite findet sich eine, schon oben erwähnte schlitzförmige Öffnung in den beiden Gallertschichten und in dem Körpermuskelschlauch, durch die sich die Leibeshöhle als schmaler, die beiden Lamellen der Bauchflosse trennender Spalt in die Bauchflosse hinein erstreckt.

Die Leibeshöhle enthält den gesamten Verdauungstractus von der Lippe bis zum Eintritt in den Nucleus, außerdem die großen Arterien und die großen Nervenstämme samt ihren Ursprungsganglien. Sie wird ferner im ganzen Schnauzenteil von Muskelbalken durchsetzt, die zwischen der Pharynxmuskulatur und der Muskulatur der Körperwandungen radiäre Brücken schlagen. In dem Körperteil der Leibeshöhle fehlen diese Muskelbrücken, hier haben wir nur die früher erwähnten Ursprungsmuskeln der Bauchflossenmuskulatur mit ihren Haftfäden. In dem eigentlichen Körper des Tieres, also vom Kopf

bis zum Nucleus hin ist in der Leibeshöhle eine dünne, horizontale Membran ausgespannt, die die Leibeshöhle in einen größeren dorsalen und in einen kleineren ventralen Abschnitt teilt. Diese Membran ist aber an vielen Stellen durchbrochen, so daß zwischen den Lücken oft nur schmale, von einer Seite zur anderen ziehende Bänder vorhanden sind. In denselben findet man in einer homogenen Grundsubstanz, die ihren Ursprung aus der inneren Gallertschicht nimmt, eine große Anzahl derber, vollkommen homogen erscheinender Fasern eingelagert, die wohl zweifellos zur Erhöhung der Festigkeit der sehr lückenhaften Membran dienen.

Die Bedeutung dieser Membran wird sofort klar, wenn man ihr Verhältnis zum Verdauungstractus beachtet. Der letztere liegt in seinem ganzen Verlaufe der Membran dicht auf, so daß man dieselbe wohl als eine Art Mesenterium ansprechen kann.

Die Leibeshöhle stellt keinen in sich abgeschlossenen Hohlraum dar, sondern sie besitzt außer den später noch zu besprechenden Verbindungen mit dem Circulationssystem noch eine, bis jetzt noch nicht beschriebene Kommunikationsöffnung mit der Außenwelt. Dieselbe findet sich in Form eines 25—30 μ weiten Porus in der ventralen Medianlinie dicht hinter der Schnauzenspitze (Fig. 18 *p*). Sie wird ausgekleidet von einem cylindrischen Epithel, das einerseits kontinuierlich in das ja hier auch cylindrische Oberflächenepithel übergeht, anderseits an Höhe abnimmt und beim Eintritt in die Leibeshöhle scharf abgesetzt endet. Das den Porus auskleidende Epithel ist von einer dünnen Cuticula überzogen, die eine Fortsetzung der das Körperepithel bedeckenden Cuticula darstellt.

Dieser Porus wird ringförmig von einem starken, von der übrigen Körpermuskulatur gut abgesetzten Bündel von Muskelfasern umgeben, so daß derselbe augenscheinlich willkürlich geöffnet und geschlossen werden kann. Ganz konstant findet sich dann noch unmittelbar hinter dem Porus eine kräftige, die Leibeshöhle quer durchsetzende Muskelbrücke, die für den Schließungs- bzw. Öffnungsvorgang ebenfalls in Betracht kommen wird.

Was den physiologischen Wert dieser Verbindung der Leibeshöhle mit der Außenwelt anlangt, so bin ich leider nicht in der Lage gewesen, lebende Tiere zu beobachten. Von den hierfür in Betracht kommenden Möglichkeiten erscheint mir diejenige am wahrscheinlichsten, daß es sich hier um eine besondere Art von Locomotionsorgan handelt. Das Tier kann höchstwahrscheinlich seine Leibeshöhle je nach Bedürfnis mit Seewasser füllen bzw. von dem letzteren entleeren. Erfolgt diese Ent-

leerung mit einer gewissen Vehemenz, was bei der außerordentlich kräftig entwickelten Ringmuskulatur der Schnauzenspitze leicht möglich ist, so wird das durch den engen Porus herausgepreßte Wasser eine plötzliche Bewegung des Tieres im entgegengesetzten Sinne bewirken.

VIII. Kapitel: Der Verdauungsapparat.

Der eigentliche Verdauungskanal beginnt vorn an der Schnauzenspitze mit einer kreisrunden Mundöffnung (Fig. 1 *mö*), die in den, die Radula umschließenden Pharynx führt. Der letztere geht an seiner Ventralseite in den Oesophagus (*oes*) über, der in geradem Verlaufe den Schnauzenabschnitt der Leibeshöhle durchzieht und zwischen den Augen in den Körperabschnitt der Leibeshöhle eintritt, in dem er ebenfalls ohne jede Windung, immer dem oben erwähnten Mesenterium dicht aufliegend, nach hinten verläuft. Ungefähr in der Mitte zwischen der Basis der Bauchflosse und dem Nucleus findet sich in dem Verdauungsrohr eine spindelförmige, oft nur wenig hervortretende Erweiterung, die schon von Leuckart und Gegenbaur als Magen (*m*) beschrieben worden ist. Am hinteren Körperende angelangt, tritt der Verdauungsschlauch in den Nucleus ein, nachdem er sich kurz vorher nochmals und zwar retortenförmig erweitert hat. Nach seinem Eintritt in den Nucleus verläuft der nun als Darm (*d*) zu bezeichnende Abschnitt des Verdauungsrohres unter unbeträchtlicher Verengerung, der caudalen Wand des Nucleus mehr oder weniger genähert, dorsalwärts und mündet an der Spitze des Nucleus auf einer papillenartigen Hervorragung mit einer kreisrunden Öffnung, dem After, nach außen (Fig. 1 u. 2 *a*).

Mit dem Verdauungstrakt treten nun zwei größere Drüsen in Verbindung, und zwar im Schnauzenabschnitt die paarigen Speicheldrüsen (Fig. 1 *spd*), bei seiner Einmündung in den Nucleus die ganz von der Wand des Nucleus umschlossene unpaare Leber. In der angegebenen Reihenfolge will ich nun die einzelnen Abschnitte nacheinander besprechen und zunächst mit der Radula beginnen.

a. Die Radula.

Die Radula, die, wie sich aus der Beschreibung ihres Baues ergeben wird, nicht allein als Reibplatte, sondern in erster Linie als Greiforgan funktioniert, liegt in der Ruhe in ihrer Scheide der ventralen Wand des Pharynx dicht an (Textfig. 24). Sie setzt sich je nach der Größe und dem Alter des Tieres aus ca. 15—25 hintereinander angeordneten Gliedern zusammen, von denen jedes einzelne wieder aus sieben, gelenkig mit einander verbundenen, Quergliedern besteht, nämlich aus einem

unpaaren Mittelstück, aus zwei Seitenplatten, jederseits einer, und aus vier Greifhaken, jederseits zwei. Besser als eine weitläufige Beschreibung wird uns die Fig. 20 über den Bau der einzelnen Glieder orientieren. Sie zeigt uns, daß das Mittelstück (*m*) eine dünne, in der Hauptsache rechteckige Platte darstellt, deren verdickte Seitenteile jederseits mit den Seitenplatten (*s*) gelenkig verbunden sind. An seiner Dorsalseite trägt es einen caudalwärts gerichteten großen spitzen Zahn, der seinerseits wieder mit kleinen Seitenzähnchen besetzt ist. Die Seitenstücke (*s*) sind ebenfalls von rechteckiger Gestalt, ebenso breit wie das Mittelstück, aber etwa doppelt so lang wie dieses und auf die Fläche ventralwärts schwach gekrümmt. Die äußersten Querglieder endlich, die Greifhaken (*h*) sind in der Fläche gekrümmt und an ihren Enden scharf zugespitzt. Sie lassen sich mit den Branchen einer krummen Pinzette vergleichen. Es sind Doppelhaken, die an ihrer Basis außerordentlich fest miteinander verbunden sind.

Was nun die Verbindung der einzelnen Querglieder untereinander anlangt, so ist dieselbe in durch Kochen mit Kalilauge isolierten Radulae zwischen Mittelstück und Seitenplatten nur eine sehr lockere, während die Greifhaken mit den Seitenplatten äußerst fest verbunden sind. Die Mittelstücke sind unter sich ebenfalls sehr fest, noch fester aber die Seitenplatten untereinander verbunden. Die letzteren sind nämlich an ihrer caudalen Kante ausgekehlt, während die rostrale Kante eine entsprechende vorspringende Leiste trägt, so dass jede Seitenplatte mit ihrer Leiste in die Hohlkehle der vorhergehenden eingefalzt erscheint.

Während wir von Macdonald und Rössler schon Beschreibungen und Abbildungen der Radula von Pterotrachea besitzen, vermisse ich bei jenen Autoren die Erwähnung einer Einrichtung, die in engster Beziehung zur Funktion der Radula steht. Es sind das kleine kegelförmige, stumpfspitzige Zähnchen, die tief in die Cuticula des Epithels der dorsalen Pharynxwand eingesenkt sind, und die nur mit der Spitze aus derselben herausragen (Textfig. 24). Sie sind in fünf Querreihen angeordnet, deren jede durchschnittlich aus vier bis fünf Zähnchen besteht, so daß wir im ganzen also 20—25 Zähnchen hätten.

Was nun die Radulascheide anlangt, so stellt dieselbe eine taschenartige ca. 1—1,5 mm tiefe Ausstülpung der caudalen Pharynxwand (Textfig. 24) dar. Diese Tasche öffnet sich rostralwärts und ist von dorsal her eingestülpt, so daß sie jederseits aus zwei Blättern, einem inneren und einem äußeren besteht, die die Radula zwischen sich fassen. Durch diese Einstülpung erscheint die Radulascheide auf dem Querschnitt U-förmig (Fig. 21). Die Radulascheide ist relativ kurz und nimmt

nicht etwa die ganze Radula in der Ruhelage in sich auf, sondern nur den noch nicht in Gebrauch befindlichen caudalen Teil derselben.

In der durch die Einstülpung der Radulascheide zustande kommenden Rinne erstreckt sich von caudalwärts her ein sich rostralwärts stark verjüngender Bindegewebspfropf, der von einem großen bindegewebigen Polster seinen Ursprung nimmt, das sich dem caudalen Ende der Radulascheide dicht anlegt, und einmal, in Verbindung mit dem Bindegewebspfropf, zur Stütze der Scheide dient, und an das zweitens Muskeln ansetzen, die der Bewegung der Radula und der Einstülpung des Pharynx dienen. Das Bindegewebspolster weist genau denselben Bau auf wie die Gallerte der Körperwandungen.

Die Radulascheide ist außen von einer dünnen bindegewebigen Membrana propria überzogen, in die spärliche kleine ovoide Kerne eingelagert sind. Nach innen zu sitzt der Propria ein aus hohen cylindrischen Zellen bestehendes Epithel auf. Das letztere besteht im Grunde der Radulascheide aus drei bis vier übereinander gelagerten Zellschichten (Fig. 24), während die Wandungen nur ein einschichtiges Cylinderepithel aufweisen (Fig. 21). Die Zellen (Fig. 22) haben eine durchschnittliche Höhe von 25 μ und enthalten neben einem grobkörnigen Protoplasma einen basal gelegenen ca. 5 μ messenden ovoiden Kern mit einer derben chromatischen Membran, einem dichten Chromatinnetz und einem kleinen, nicht immer deutlich nachweisbaren Kernkörperchen.

Von dem mehrschichtigen Epithelzellenpolster am Grunde der Radulascheide geht nun die Neubildung der Radulaglieder vor sich. Die die ventrale Partie des Zellpolsters einnehmenden Zellen stellen die Bildungsstätte für die Mittelplatten dar, die Seitenplatten werden von den am meisten lateral gelegenen Zellen und die Greifhaken endlich von den medialen Zellen abgeschieden. Die Bildung der Radulaglieder erfolgt nach Art einer Cuticularabscheidung. Aus dem apicalen Ende der Zellen wird die Substanz für die neuzubildenden Radulaglieder in Form einer fädigen Masse abgeschieden (Fig. 22), so daß das apicale Zellende pinselartig ausgefasert erscheint. Das Ausscheidungsprodukt der Zellen verliert aber bald seine fädige Struktur und fließt zu einer homogenen Masse, der Grundmasse der Radulaglieder, zusammen. Durch fortwährende Abscheidung neuer Substanz in der eben beschriebenen Weise erfolgt gleichzeitig ein allmähliches Vorrücken der zuerst abgeschiedenen Partien, und nachdem das Glied seine definitive Größe erlangt hat, die Loslösung desselben von seinen Bildungszellen. Aber damit sind die Glieder noch nicht fertig ausgebildet, denn nunmehr

wird noch von den Zellen der Wandungen der Radulascheide eine Deckschicht auf die einzelnen Glieder abgeschieden, die man funktionell wohl mit einiger Berechtigung dem Zahnschmelz vergleichen kann. Die Deckschicht wird mit dem Vorrücken der Glieder in der Radulascheide beständig dicker, da immer von neuem Substanz auf die Glieder abgeschieden wird. Die Absonderung dieser Deckschicht erfolgt von seiten der Epithelzellen der Scheidenwand in genau der gleichen Weise wie ich das für die Abscheidung der Grundsubstanz von den Zellen im Grunde der Radulascheide beschrieben habe.

Die durch die Auflagerung der Deckschicht auf die Grundmasse erfolgte Substanzveränderung der Radulaglieder gibt sich auch in ihrem färberischen Verhalten kund. Während sich die noch mit keiner oder doch nur mit einer erst sehr dünnen Deckschicht versehenen Radulaglieder im Grunde der Scheide nur sehr schwer färben, mit dem Biondi-Gemisch z. B. ganz blaßrot, oder mit Cresylviolett schwach rötlich, nimmt die Färbbarkeit mit dem Dickerwerden der Deckschicht in den rostralen Gliedern ganz bedeutend zu. In Biondi-Präparaten erscheinen die rostralen Glieder intensiv orangerot, mit Cresylviolett äußerst intensiv rotviolett gefärbt. Aber auch durch ihren verschiedenen Härtegrad unterscheiden sich die Radulaglieder im Grunde der Scheide von den fertig ausgebildeten und mit einer Deckschicht versehenen, was man aus ihrem Verhalten beim Schneiden auf dem Mikrotom leicht erkennen kann. Während jene sich ohne jede Schwierigkeit schneiden lassen, ist das bei diesen durchaus nicht der Fall, da hier die Glieder wegen ihrer Härte sehr leicht ausbrechen, und es gelingt nur sehr schwer vollkommen tadellose Schnitte durch den distalen Teil der Radula zu bekommen.

An dieser Stelle möchte ich noch hervorheben, daß ich in keinem meiner Präparate irgend eine Spur der von Rössler als Sperrvorrichtung beschriebenen Leisten gefunden habe, die zwischen die Glieder der Radula von den Epithelzellen der Scheidenwand abgesondert werden sollen. Eine solche Sperrvorrichtung wäre auch vollkommen überflüssig, da die Radula durch ihre Mittelplatten fest mit der ventralen Pharynxwand verbunden ist, und auch die später zu beschreibenden ebenfalls mit der Pharynxwand fest verwachsenen Chitinstäbchen, die ein Aufrichten der Greifhaken bewirken und sich fest mit der Basis derselben verbinden, ein Herausreißen der Radula aus ihrer Scheide verhindern.

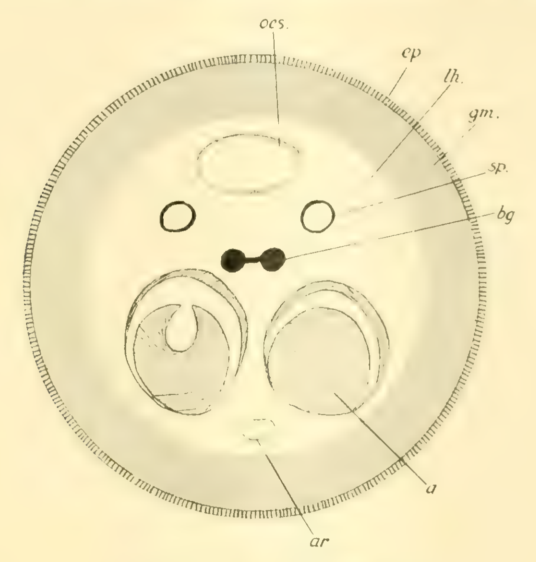
In engster Beziehung zu der eigentlichen Radula steht ein schon von den früheren Autoren als Zungenknorpel bezeichnetes, aber nicht

näher beschriebenes Organ. In der Ruhelage stellt dasselbe zwei mächtige, die Radulascheide auf jeder Seite flankierende Polster dar. Dieselben (Fig. 23) bestehen aus riesigen blasigen Zellen von ca. 50—80 μ Durchmesser, die so dicht gelagert sind, daß sie sich gegenseitig abplatten und infolgedessen auf dem Schnitt polygonal, meist sechsseitig erscheinen. Die Zellen sind so groß, daß häufig eine einzige Zelle die ganze Breite des Polsters einnimmt. In den dicksten Teilen des letzteren liegen sie zu zweien, höchstens aber zu dreien bis vieren. Für die Beschreibung der Zellen gibt es kein besseres Charakteristikum, als daß ich sie mit Hollundermarkzellen vergleiche. Eine ziemlich dicke Pellicula bildet neben einem kleinen wandständigen Kern das ganze morphologische Bild der Zelle. Die Pellicula färbt sich wie die Gallerte des Tieres in dem Cresylviolett metachromatisch rot. Nach innen liegt ihr eine äußerst zarte, nur in der Nähe des Kernes etwas stärkere Schicht blau gefärbten Protoplasmas an. Der im Durchmesser ca. 12—15 μ große Kern ist von flacher, scheibenförmiger Gestalt und erscheint in der Aufsicht kreisrund. Der übrige Raum der Zellen erscheint leer und wird ohne Zweifel intra vitam von einer wässerigen Flüssigkeit, angefüllt, denn in dicken Rasiermesserschnitten erscheinen die nicht verletzten Zellen prall gefüllt, in Paraffinschnitten dagegen stets mehr oder weniger stark kollabiert. Außen sind die Polster von einer zarten faserigen Scheide umgeben, in der man hier und da kleine Kerne findet (Fig. 23).

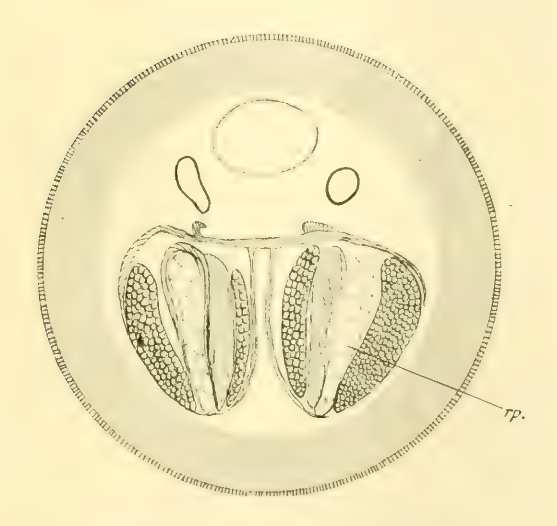
Was nun die Natur dieser eben beschriebenen Zellen anlangt, so handelt es sich hier keinesfalls um Knorpelzellen, wie wir sie bei Wirbeltieren finden und wie man aus der Bezeichnung »Zungenknorpel« der früheren Autoren glauben könnte, sondern um mit Flüssigkeit gefüllte chordoide Zellen im Sinne SCHAFFERS. Die Zellen dienen in ihrer Gesamtheit als Ansatzpunkt für die Radulamuskeln und vor allen Dingen als Widerlager für die Radula. Zu der letzteren Funktion wären sie aber wenig geeignet wegen ihrer dünnen Membran und ihres flüssigen Inhalts, wenn man nicht, wie das auch SCHAFFER für die Chordazellen der Wirbeltiere tut, einen inneren, die Zellmembran spannenden Turgordruck annimmt, der die Zellen fest gegeneinander preßt und so dem ganzen Polster eine relativ große Festigkeit verleiht, was für die Funktion der Radula von großer Bedeutung ist, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Nach dieser Schilderung der die Radula zusammensetzenden Elemente so wie der in engster Beziehung zu ihr stehenden Organe, will ich versuchen an der Hand von Quer- und Längsschnitten durch die

Pharyngealmasse (Textfig. 13—24) eine Beschreibung der die Radula und den Pharynx bewegenden Muskulatur zu geben. Man muß hier zunächst zwischen solchen Muskeln unterscheiden, die zum Zurück-



Textfig. 13. Vergr. 40 : 1.



Textfig. 14. Vergr. 40 : 1.

Querschnitte durch die Schnauzenspitze. Figuren schematisiert. *ar*, Arterie; *bg*, Buccalganglion: *ep*, äußeres Epithel; *gm*, Gallert- und Muskelschicht der Wandung der Schnauzenspitze; *lh*, Leibeshöhle; *oes*, Oesophagus; *rp*, Radulapolster; *sp*, Speicheldrüsen; *a*, Muskeln, von dem die übrigen Radulamuskeln ihren Ursprung nehmen.

ziehen bzw. zur Verengerung des Pharynx dienen, solchen, die die beiden lateralen Zellpolster bewegen und drittens solchen, die das Aufrichten der Greifhaken bewirken. Sowohl die zum Zurückziehen des Pharynx dienenden, als auch die an die lateralen Zellpolster ansetzenden Muskeln spalten sich zum größten Teile aus zwei, jederseits einer, großen gemeinsamen Muskelmassen ab, die wir im caudalen Teile des Schlundkopfes lateral und caudal von der Radulascheide (Textfig. 13 *a* und 24 *a*) finden. Aus diesem Grunde ist es schwer, die einzelnen Muskeln ganz scharf gegeneinander abzugrenzen, und ich habe es deshalb vorgezogen, statt besonderer Namen Buchstabenbezeichnungen für die einzelnen Muskeln einzuführen.

Ich will bei der Beschreibung von einem ungefähr durch die Mitte des Schlundkopfes gelegten Querschnitt ausgehen (Textfig. 18), und ich wende mich zunächst zu den medianwärts von den beiden großen, die Radula seitlich flankierenden Zellpolstern (*rp*) gelegenen Muskeln. Die den Muskel *b* zusammensetzenden Fasern erscheinen auf Querschnitten durch die Pharyngealmasse quer getroffen. Verfolgen wir diesen Muskel caudalwärts und rostralwärts, so finden wir, daß er sich aus der großen, oben beschriebenen Muskelmasse *a* im Grunde der Pharynxhöhle abzweigt, und daß er sich mit seinem rostralen Ende von ventral her an die Radula ansetzt. Er wird also bei der Kontraktion die ausgestülpte Radula wieder in die Pharynxhöhle hineinziehen. Der Muskel *c* spaltet sich aus der dorsalen Partie von *b* ab, seine Fasern verlaufen jedoch nicht in caudo-rostraler, sondern in ventro-dorsaler Richtung. Er zieht um die ventrale Kante des Zellpolsters herum und setzt sich an die Außenseite desselben ziemlich weit ventral an. Durch seine Kontraktion wird das ventrale Ende des Zellpolsters median und dorsalwärts gezogen. Der Muskel *d* wirkt dem vorigen entgegen. Er nimmt seinen Ursprung dicht neben dem vorigen, zieht aber um die dorsale Kante des Zellpolsters herum und setzt an die Außenseite desselben in der Nähe der Ansatzstelle von *c* an. Wenn sich *d* kontrahiert, so werden die ventralen Enden der Polster wieder nach außen und ventral gezogen.

Auch lateral von den Zellpolstern (*rp*) haben wir einen längsverlaufenden Muskel, nämlich den Muskel *e*. Er nimmt seinen Ursprung ebenfalls aus der großen caudalen Muskelmasse *a* und setzt sich außen an das rostrale Ende des Zellpolsters an. Er wirkt im gleichen Sinne wie *b* und zieht bei seiner Kontraktion die ausgestülpte Radula zurück. Zwischen den beiden ventralen Kanten der Zellpolster spannt sich ein dünner bandartiger Muskel *g* aus. Bei seiner Kontraktion

werden die ventralen Enden der Zellpolster (*rp*) einander genähert und schließlich übereinander geschoben (Textfig. 23). Dadurch wird die Radula dorsalwärts gedrückt und zugleich verflacht, d. h. die Seiten-



Textfig. 15. Vergr. 40 : 1.



Textfig. 16. Vergr. 40 : 1.
Querschnitte durch die Schnauzenspitze. Figuren etwas schematisiert.

platten (*s*) kommen nahezu in eine Ebene mit den Mittelplatten (*m*) zu liegen.

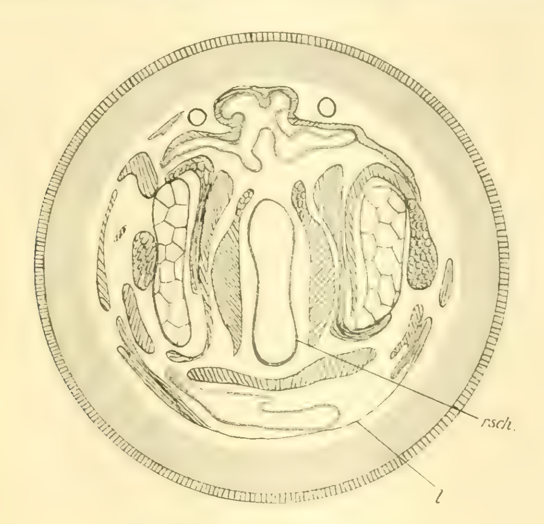
Was nun die Muskulatur des Pharynx anlangt, so besteht dieselbe aus einer größeren Anzahl kleiner Muskeln, die zu einem Teil der Verengerung des Pharynx, und zum andern Teil zum Zurückziehen desselben, oder, was auf dasselbe hinauskommt, der Ausstülpung der Radula dienen. Was die ersteren (*f*, *h*, *i*, *l*) anlangt, so spalten sie sich in der Hauptsache von dem starken lateral von den Zellpolstern (*rp*) gelegenen Muskel *e* ab, vereinigen sich mit den entsprechenden der Gegenseite und bilden so die kräftige Ringmuskulatur des Pharynx, die zur Verengerung desselben, also der Schluckbewegung, dienen. Die bei dem Zurückziehen des Pharynx wirkenden Muskeln (*m*, *n*, *o*, *p*, *q*) nehmen dagegen ihren Ursprung aus der großen caudalen Muskelmasse *a*, ziehen in geradem Verlauf rostralwärts und setzen sich früher oder später an der Pharynxwand an. Durch ihre Kontraktion wird der Pharynx zurückgezogen und dadurch gleichzeitig die rostrale Partie der Radula aus der Pharynxhöhle ausgestülpt.

Es bleibt nun nur noch der Mechanismus zur Aufrichtung der Greifhaken zu besprechen, der im wesentlichen schon von Rössler beschrieben worden ist. Die Greifhaken der außerhalb der Radulascheide befindlichen Glieder der Radula verbinden sich an ihrer Basis mit schmalen Chitinstäbchen (Textfig. 22 *chst*), die fest mit der Wand des Pharynx verwachsen sind. Etwas dorsal von den Chitinstäbchen setzt ein kleiner bandförmiger Muskel (Textfig. 22 *k* u. 23 *k*) von außen an die Pharynxwand an, der zu der Mitte der Innenfläche der Zellpolster (*rp*.) zieht. Wenn sich nun der Muskel *k* kontrahiert, so wird das dorsale Ende des, einen um die Verwachsungsstelle mit den Greifhaken drehbaren einarmigen Hebel darstellenden, Stäbchens (*chst*.) nach außen bewegt und durch die Hebelwirkung ein Ausklappen der Greifhaken bewirkt (Textfig. 23). Das Einschlagen der Greifhaken erfolgt dann durch Kontraktion der Ringmuskulatur des Pharynx.

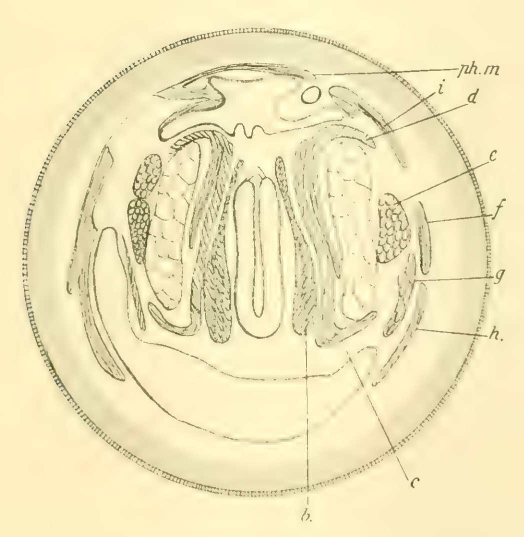
b. Der Pharynx.

Die von der schon des öfteren erwähnten Ringlippe umgebene kreisrunde Mundöffnung, die wegen der hier besonders kräftig entwickelten Ringmuskulatur jedenfalls stark erweiterungsfähig ist, was ja bei der räuberischen Lebensweise der Heteropoden von großer Bedeutung ist, führt in die geräumige Pharynxhöhle. Dieselbe umschließt, wie wir soeben gesehen haben, die Radula nebst den sie bewegenden, sowie die für das Vorstülpen bzw. Zurückziehen des Pharynx dienenden Muskeln. Das Innere der Pharynxhöhle ist von einem hohen cylindrischen Epithel ausgekleidet, das eine Fortsetzung des Oberflächen-

epithels der Schnauzenspitze darstellt, doch stehen die Zellen hier nicht mehr in Knospen angeordnet, sondern mehr pallisadenartig lückenlos



Textfig. 17. Vergr. 40 : 1.



Textfig. 18. Vergr. 40 : 1.

Querschnitte durch die Schnauzenspitze. Figuren etwas schematisiert. *rsch*, Radulascheide; *ph.m*, Pharynxmuskulatur; *b, c, d, e, f, g, h, i, l*, Radula- und Pharynxmuskulatur.

nebeneinander. Die Zellen sind schmal und oft bis zu 40 μ hoch. Neben einem körnigen Protoplasma ist in ihnen stets ein ovaler, meist in der

Mitte der Zellen liegender Kern mit einem kugeligen Kernkörperchen sichtbar. Zwischen diesen einfachen Cylinderzellen finden sich zahlreiche, meist eiförmige Becherzellen, die oft auf große Strecken hin in lückenloser Reihe stehen. An diesen Becherzellen, die in meinen Präparaten fast immer mit einem fädigen, sich mit Cresylviolett leuchtend rot färbenden Secret erfüllt erschienen, kann man einen, der Basis dicht anliegenden nierenförmigen Kern wahrnehmen. Das Entleeren des Secrets erfolgt durch einfaches Platzen der Zellpellicula und der das ganze Pharynxepithel überziehenden, hier nur sehr dünnen Cuticula, die eine Fortsetzung der Cuticula der Körperoberfläche darstellt. Was die Art des Secrets anlangt, so dürfte es wohl die Lage der Zellen im vordersten Teil des Verdauungstractus, sowie die analogen färberischen Reaktionen mit den Becherzellen der äußeren Körperoberfläche berechtigt erscheinen lassen, dasselbe ebenso wie dort für Schleim zu erklären, der zum Schlüpfrigmachen der Beutetiere dienen wird.

Neben diesem eben beschriebenen Cylinderepithel findet sich nun im Pharynx auch einfaches, niedriges, kubisches Epithel ohne dazwischen gestreute Becherzellen und zwar in regelmäßiger Folge mit jenem abwechselnd, so daß zwischen zwei Cylinderepithelstrecken eine kubische Epithelstrecke eingeschaltet ist (Fig. 29). Die Bedeutung dieser Einrichtung erhellt ohne weiteres aus der Untersuchung solcher Präparate, bei denen die Radula vorgestülpt, die Schnauze also zurückgezogen ist. Hier legt sich die Schleimhaut des Pharynx in zahlreiche ringförmige Falten, und man findet dann immer auf der Höhe der Falten Cylinderepithel, zwischen den Falten in der Tiefe kubisches Epithel. Es wird also augenscheinlich durch diese Einsprengung des niedrigen kubischen Epithels die Faltung der Pharynxwandung erleichtert.

Das Pharynxepithel sitzt auf einer homogenen, äußerst zarten Membrana propria auf, die sich mit Cresylviolett äußerst intensiv metachromatisch rot färbt, und an der ich keinerlei Struktur habe wahrnehmen können. Nach außen folgt dann die oben beschriebene Ringmuskulatur.

c. Oesophagus.

Aus der dorsalen Wand des Pharynx entwickelt sich unter beträchtlicher Verengerung des Lumens der Oesophagus, wie das auch schon von Leuckart und Gegenbaur angegeben worden ist.

Der Oesophagus stellt ein cylindrisches Rohr dar, das nach innen zu zahlreiche oft bis zu 25 mehr weniger hohe Längsfalten aufweist (Fig. 25), die sich aus der Pharynxschleimhaut entwickeln. Es sind

echte, anfangs mit breiter Basis sich erhebende und auf ihrer Oberfläche auch noch sekundäre Wülste tragende Schleimhautfalten. Nach hinten zu flachen sich die Falten immer mehr und mehr ab und zwar



Textfig. 19. Vergr. 40 : 1.



Textfig. 20. Vergr. 40 : 1.
Querschnitte durch die Schnauzengegend. Figuren etwas schematisiert. Bezeichnungen wie vorher.

dorsalwärts früher als ventralwärts. Ihre Fortsetzung bilden niedere Längswülste des Epithels, die aber reine Epithel-, keine Schleimhaut-

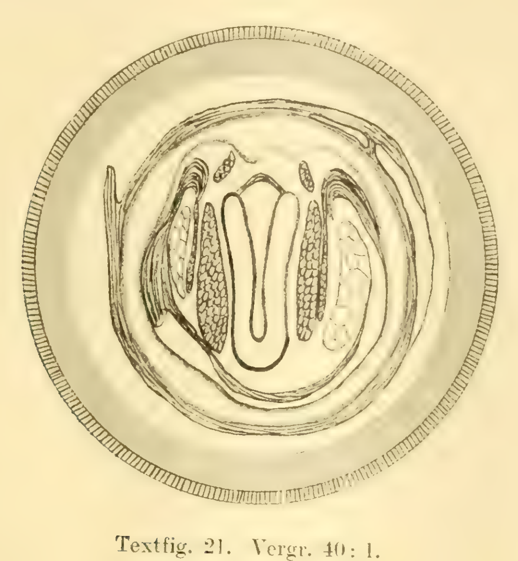
wülste sind, die also ihre Entstehung einer Verlängerung der Epithelzellen verdanken (Fig. 26), aber kein Bindegewebe umschließen. Sie ziehen sich durch die ganze Länge des Oesophagus und gehen erst im Magen wieder in echte Schleimhautfalten über.

Der Oesophagus ist innen von einem Cylinderepithel ausgekleidet (Fig. 25 *ep*), dessen Zellen bedeutend niedriger sind wie die des Pharynx. Sie sind auf der Höhe der Schleimhautfalten höher als in den Tälern zwischen den Falten und erreichen ihre höchste Höhe auf den oben beschriebenen Epithelfalten im caudalen Abschnitt des Oesophagus. Der Zelleib zeigt ein feinkörniges Plasma und enthält einen ovalen, meist in der Mitte der Zellen liegenden Kern mit einem kleinen, kugeligen Kernkörperchen. Zwischen diesen cylindrischen Zellen finden sich, besonders auf der Firste der Längsfalten, Becherzellen von kugeliger oder ovoider Gestalt mit einem stets in dem basalen Teil der Zellen gelegenen Kern. Die Becherzellen selber waren in meinen Präparaten immer leer, so daß ich weder die Struktur des Sekrets noch seine färberischen Reaktionen prüfen konnte. Doch dürfte es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um dieselbe Art von Zellen handeln wird, wie wir sie im Pharynx gefunden haben, um so mehr, als ja der Übergang des letzteren in den Oesophagus ohne scharfe Grenze erfolgt, also ein kontinuierlicher ist. Nach dem Lumen zu ist das Epithel von einer äußerst zarten Cuticula überzogen, die ebenfalls eine Fortsetzung der das Pharynxepithel überziehenden darstellt.

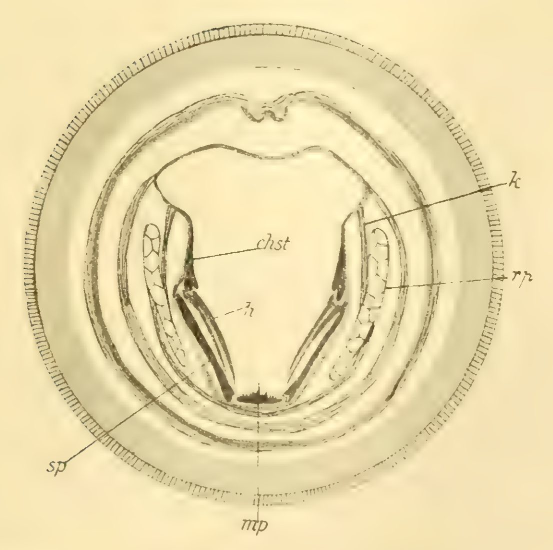
Auf das Epithel folgt nach außen hin eine gallertige Propria (Fig. 26 *mp*), die in den oralsten Teilen den Schleimhautwülsten entsprechende Längsleisten bildet. Sie entspricht in ihrem Bau im allgemeinen der früher beschriebenen Körpergallerte und weicht nur insofern von ihr ab, als sie einmal entschieden zellreicher ist und zweitens faserige Strukturen deutlicher hervortreten läßt. Weiter nach außen folgt dann eine etwa 3 μ dicke Längs- und eine drei- bis viermal so dicke Ringmuskelschicht (Fig. 25 *m*), die sich beide aus der Muskulatur des Pharynx entwickeln. Ich möchte gleich hier noch bemerken, daß ich keinen Unterschied der die Darmmuskulatur zusammensetzenden Elemente und jener der Körpermuskulatur habe auffinden können, mit Ausnahme davon, daß die Zellen der ersteren erheblich kürzer sind wie die der letzteren.

Gegen die Leibeshöhle hin endlich wird der Oesophagus von einer im Anfang nur etwa 10 μ dicken zweiten, äußeren Gallertschicht (Fig. 25 *a.g*) abgegrenzt, die aber caudalwärts beträchtlich an Dicke zunimmt und im Körper des Tieres sich auf das Zwei- bis Dreifache dieses Betrages

verdickt. Auch sie verdichtet sich am äußersten Rande noch membranartig, wie wir das schon bei der inneren Gallerte der Körperwandungen gefunden haben.



Textfig. 21. Vergr. 40 : 1.



Textfig. 22. Vergr. 40 : 1.

Querschnitte durch die Schnauzenspitze. Figuren etwas schematisiert. *chst*, Chitinstäbchen; *sp*, Seitenplatte; *mp*, Mittelplatte; *h*, Greifhaken; *k*, Muskel; *rp*, Radulapolster.

d. Magen.

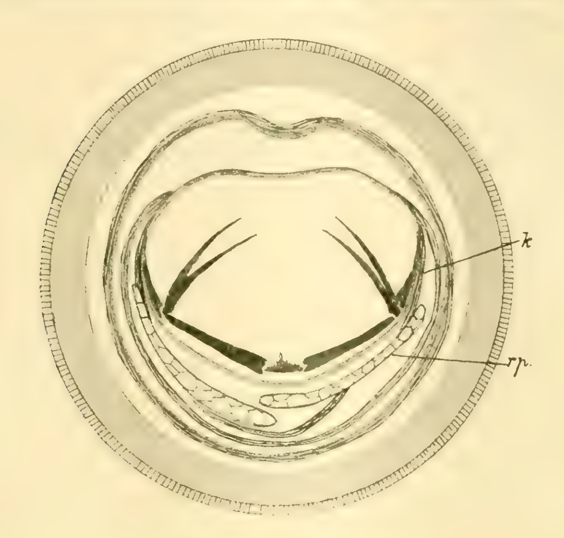
Diese eben geschilderten Verhältnisse erhalten sich bis zu dem Magen hin, der sich, wie schon oben erwähnt, ungefähr in der Mitte zwischen der Basis der Bauchflosse und dem Nucleus als ca. 1 mm lange und 0,5 mm weite spindelförmige Anschwellung des Verdauungstractus findet. Untersucht man die Struktur des Magens, so findet man folgende Verhältnisse, wie ich sie auch auf Fig. 27 dargestellt habe. In das Lumen hineinragend fallen zunächst vier mächtige Längsfalten auf, von denen zwei dorsal, zwei ventral gelegen sind. Die ersteren erheben sich mit außerordentlich breiter Basis, erreichen nur eine mittlere Höhe und sind mit spärlichen großen Falten besetzt. Die ventralen Falten dagegen haben eine schmalere Basis, verdünnen sich nach innen zu noch mehr und reichen bis an die Achse des Lumens heran. Sie erreichen ihre größte Höhe in der Mitte des Organs, während sie rostralwärts wie caudalwärts allmählich abfallen. Zwischen diesen vier Hauptfalten finden sich dann noch zahlreiche kleine Schleimhautfalten von äußerst regelmäßiger Form und durch den ganzen Magen hindurch gleichbleibender Höhe. Die Nebenfalten sind mit einem niedrigen Cylinderepithel (Fig. 27 *ep*) bekleidet, zwischen dessen Zellen sich vereinzelt Becherzellen finden. Ganz andere Verhältnisse findet man aber auf den Hauptfalten. Hier haben wir hohe cylindrische Epithelzellen, die auf der Firste der Falten höher sind als an der Basis, wo ein allmählicher Übergang in die Zellen der Nebenfalten statthat. Die Zellen erreichen auf der Firste eine Höhe von 30 μ und weisen im Innern ein körniges Plasma und einen deutlichen etwa 7 μ großen ellipsoiden Kern mit kleinem Kernkörperchen auf. Das freie Ende der Zellen ist mit dicht stehenden 3 μ hohen Flimmern besetzt. Die übrigen Verhältnisse der Schleimhaut und Muskulatur gleichen denen des Oesophagus.

e. Der Darm.

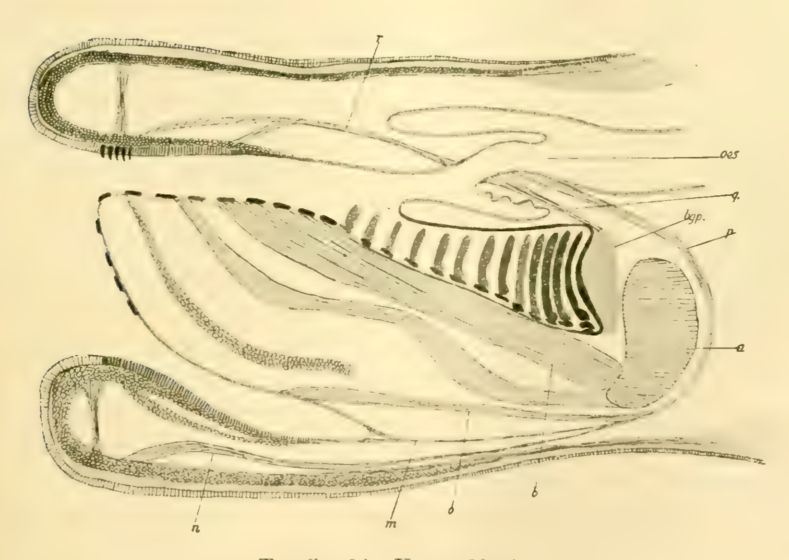
Der bequemeren Übersicht und der etwas komplizierten Verhältnisse halber will ich den Darm, d. h. denjenigen Abschnitt des Verdauungstractus, der sich vom Magen bis zum After erstreckt, in vier Abschnitte einteilen. Der erste geht unter beträchtlicher Verengerung aus dem Magen hervor und stellt ein kurzes Rohr dar, das in den zweiten, retortenartig erweiterten Abschnitt übergeht, der sich der ventralen Wand des Nucleus außen dicht anschmiegt. Mit dem dritten Abschnitt tritt der Darm unter mäßiger Verengerung in den Nucleus ein, den er, seiner caudalen Wand angelagert, und in die Masse der Leber eingebettet,

durchsetzt. Der vierte und letzte Abschnitt endlich soll das unmittelbar vor dem After gelegene Stück, sowie den letzteren selbst umfassen.

Was die gröberen Bauverhältnisse des Darmes anbetrifft, so haben



Textfig. 23. Vergr. 40 : 1.
Querschnitte durch die Schnauzenspitze. Etwas schematisiert.



Textfig. 24. Vergr. 30 : 1.
Längsschnitt durch die Schnauzenspitze.
Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

wir auch hier wieder, wie in den früher besprochenen Teilen des Verdauungskanals Schleimhaut, gallertige Propria und Muscularis zu unterscheiden. Die letztere zeigt keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den vorderen Abschnitten des Verdauungstraktes. Auch die Aftermuskulatur ist nur so minimal verdickt, daß man nicht gut von einem Sphincter sprechen kann.

Ebenso ist an der Propria nichts wesentlich Neues gegen früher zu bemerken, sie erstreckt sich wie dort in die zu beschreibenden Längsfalten hinein und schließt gegen das Epithel mit einer deutlich verdichteten Schicht ab.

Die Darmschleimhaut bildet wiederum Längsfalten. In den von mir unterschiedenen ersten beiden Abteilungen verlaufen die Falten ganz so wie im Magen, so daß man also auch hier wieder vier große Hauptfalten und zahlreiche kleine Nebenfalten unterscheiden kann. Beim Eintritt des Darmes in den Nucleus, also im dritten Abschnitt, verstreichen die Hauptfalten allmählich, und man hat hier auf dem Querschnitt zahlreiche kleine ziemlich regelmäßig in das Darmlumen vorspringende Schleimhautfalten. Gegen den After hin kommt es dann nochmals zur Ausbildung hoher Längsfalten (Fig. 28), und zwar erhebt sich die Schleimhaut in fünf bis sechs Hauptfalten, zwischen denen spärliche niedrige Nebenfalten gelegen sind.

Was nun die Epithelverhältnisse des eigentlichen Darmes anlangt, so will ich bei ihrer Schilderung ebenfalls von vorn nach hinten vorschreiten und sie in den vier Abschnitten nacheinander durchsprechen.

Der erste, unmittelbar auf den Magen folgende Abschnitt des Darmes weist jenem gegenüber nur quantitative Unterschiede auf, indem hier die Becherzellen, die in dem Magen sich nur ganz vereinzelt finden, sehr zahlreich sind. Ich möchte noch bemerken, daß wir es hier wohl unzweifelhaft mit echten Schleimzellen zu tun haben, wie ich solche im Anfangsteil des Verdauungstraktes und an der Schnauzenspitze eingehend beschrieben habe, und wie sie zuerst von F. E. Schulze im Verdauungskanal der Wirbeltiere ausführlich geschildert worden sind.

Im zweiten Darmabschnitt finden wir nun neben gewöhnlichen Cylinderzellen, Flimmerzellen und Becherzellen auch noch pigmenthaltige Zellen in reichlicher Menge und zwar vorwiegend auf den Hauptfalten. Was zunächst die Flimmerzellen anlangt, so stellen dieselben schmale, oft bis zu 35 μ hohe Zellen dar, die mit breiter Basis der Membrana propria aufsitzen (Fig. 30). Der Zelleib enthält ein feinkörniges Protoplasma, das unterhalb des apicalen Zellendes nicht unbedeutend verdichtet erscheint. Das letztere ist mit einem dichten

Besatz von 3 μ langen Flimmerhaaren bekleidet, die mehr oder weniger mit einander verklebt erscheinen, und die einer deutlichen Basalmembran dicht aufsitzen. Dagegen ist es mir nicht gelungen, Basalkörperchen in den Zellen nachzuweisen.

In der Mitte der Zellen findet man einen großen kugeligen oder ellipsoiden Kern von ca. 8 μ Durchmesser. Das Chromatin liegt der scharf hervortretenden Kernmembran in kleinen Brocken dicht an, von denen feine, sich netzartig verflechtende Ausläufer ausgehen. Neben dem Chromatin findet man meistens noch ein kleines kugeliges Kernkörperchen.

Betrachten wir nun die pigmentierten Zellen. Wie schon gesagt, finden sich dieselben meist auf den Hauptfalten. Es sind ebenfalls schmale cylindrische Zellen, nur noch höher als die einfachen Flimmerzellen, die oft eine Höhe von 45—50 μ erreichen (Fig. 31). Auch sie sitzen der Membrana propria mit breiter Basis auf. Das apicale Zellende ist mit dichtstehenden, zahlreichen Flimmerhaaren besetzt, die einem schmalen Saum aufsitzen, der äußerst fein gestrichelt erscheint, so daß es den Anschein hat, als ob sich die Flimmern noch eine Strecke weit in das Innere der Zellen erstrecken. In einigen Fällen ist es mir auch gelungen, mit sehr starken Vergrößerungen äußerst feine Körnchen nachzuweisen, die dicht unterhalb des schmalen Saumes liegen, dem die Flimmerhaare aufsitzen. Von diesen Körnchen scheinen die Flimmern ihren Ursprung zu nehmen. Daß man es hier mit Basalkörperchen im Sinne von Ach und Schaffer zu tun hat, halte ich für ausgeschlossen. Denn wenn man die von jenen Autoren gegebenen Abbildungen mit den von mir in Fig. 31 in der am weitesten nach links gelegenen Zelle vergleicht, so muß auf den ersten Blick der kolossale Größenunterschied der in Rede stehenden Elemente auffallen; in unserm Falle haben wir zahlreiche staubfeine Körnchen, in jenen aber nur eine beschränkte Anzahl großer, ovoider Körner. Ich kann in diesen Körnchen nur eine mehr oder weniger zufällige regelmäßige Anordnung der weiter unten zu beschreibenden Pigmentkörnchen sehen. Was nun den übrigen Inhalt der pigmentierten Zellen anlangt, so wäre zu sagen, daß das Protoplasma noch feinkörniger ist als das der gewöhnlichen Flimmerzellen. Außer dem Protoplasma finden wir aber natürlich noch Pigment in größeren oder geringeren Mengen in den Zellen. Die Verteilung desselben ist derart, daß es in der Nähe des apicalen Zellendes reichlicher vorhanden ist als in den basalen Teilen, die meist pigmentfrei erscheinen. Von der größeren Ansammlung am apicalen Zellende zieht sich ein dünner Pigmentbelag mehr oder weniger weit

an der Zellwandung herab. Unterhalb des schmalen Saumes, dem die Flimmern aufsitzen, findet sich fast stets eine pigmentfreie Zone, und nur in ganz seltenen Fällen ist auch hier eine dünne Lage regelmäßig angeordneter Pigmentkörnchen bei starker Vergrößerung wahrzunehmen, wie ich sie oben bei Erwähnung der Basalkörperchen beschrieben habe. Das Pigment tritt in allen Zellen in staubfeinen schwarzbraunen Körnchen, niemals in größeren Klumpen auf. In der Mitte der Zellen findet man einen großen, meist durch das Pigment verdeckten ellipsoiden Kern mit reichlichem Chromatin.

Im dritten Darmabschnitte tritt abermals eine Strukturänderung ein. Die Becherzellen sind anfangs noch sehr zahlreich und stehen oft in lückenloser Reihe, sie nehmen aber bald an Zahl ab und verschwinden schließlich ganz. Auch die Pigmentzellen vermindern ihre Zahl, ohne jedoch vollständig aufzuhören. An Stelle der Becherzellen tritt, ungefähr in der Mitte des in Rede stehenden Darmabschnittes, eine neue Zellart, deren Elemente an vielen Stellen lückenlos aneinan dergereiht, an anderen durch Pigmentzellen voneinander getrennt sind. Es sind das wieder etwa 30 μ hohe cylindrische mit breiter Basis der Membrana propria aufsitzende Zellen. Ich möchte noch zu der diese Zellen darstellenden Fig. 32 bemerken, daß dieselbe nach einem BIONDI-Präparat angefertigt worden ist, da mit der HEIDENHAINschen Eisenhaematoxylinfärbung die für diese Zellen eigentümliche Struktur nicht deutlich in die Erscheinung tritt. Das apicale Ende der Zellen ist mit langen mehr oder weniger weitgehend miteinander verklebten Wimperhaaren bekleidet. Dieselben besitzen eine ungefähre Länge von 8—10 μ und stehen auf einem 1—2 μ dicken Basalsaum, der an den verschiedenen Stellen verschieden deutlich hervortritt, und der wieder eine feine Strichelung erkennen läßt, so daß man den Eindruck gewinnt, als ob der Saum aus zahlreichen pallisadenartig nebeneinander gereihten kurzen Stiftchen zusammengesetzt ist (Fig. 32 *st.s*). Gegen den Zellkörper hin ist der Saum durch einen sich intensiv färbenden Kontur abgeschlossen. Die Flimmerhaare selber lassen sich ebenso wie die der pigmentierten Zellen eine beträchtliche Strecke in den Zellleib hinein verfolgen. Die Zellen enthalten ein feinkörniges Protoplasma. Das, was bei der BIONDI-Färbung an ihnen sogleich in die Augen fällt, ist ein größerer oder kleinerer Haufen sich intensiv leuchtend rot färbender mehr weniger großer kugeliger Granula von 1—3 μ Durchmesser. Die Granulahaufen finden sich bald in der Mitte der Zellen, dem Kern genähert, bald am apicalen Zellende in größerer Entfernung von dem Kern, bald durchsetzen sie die ganze Höhe der Zelle. Zwischen den

Granula kann man ein deutliches protoplasmatisches Wabenwerk wahrnehmen, das besonders gut in solchen Zellen zu sehen ist, die die Granula ganz oder teilweise ausgestoßen haben. Der kugelige, nicht immer deutlich sichtbare, d. h. von den Granulamassen verdeckte Kern liegt in dem basalen Teil der Zelle und läßt außer den der Kernmembran dicht angelagerten Chromatinbrocken in der Mitte ein kleines kugeliges Kernkörperchen erkennen. Nicht selten kann man auch, besonders dann, wenn die Körnerhaufen in der Nähe der freien Zellenden gelegen sind, in den letzteren kanalförmige Öffnungen erkennen. Ohne Zweifel treten durch diese die Körner aus der Zelle heraus, denn man findet oft Körner in den Austrittskanälen und auch zwischen den Wimperhaaren, während man sie im Darmlumen selbst nur vereinzelt und meist zerbröckelt findet. Höchstwahrscheinlich werden sie hier bald nach ihrem Austritt aus den Zellen zerstört.

Was nun die Natur der Granulae anlangt, so halte ich sie für Secretkörner, und zwar aus mehreren Gründen. Um Pigment handelt es sich hier sicherlich nicht, denn die Körner erscheinen im ungefärbten Präparat farblos. Ebenso glaube ich bestimmt behaupten zu können, daß wir es hier keinesfalls mit Jugendzuständen von Basalkörperchen zu tun haben, wie Ach solche bei Wirbeltieren beschreibt, nach dessen Ansicht dieselben ihren Ursprung aus dem Kern nehmen sollen. Hiergegen spricht, daß man in den Kernen niemals derartige Granula findet, und daß sich in den Zellen überhaupt keine Basalkörperchen haben nachweisen lassen, auch nicht mit der Heidenhainschen Eisenhaematoxylinfärbung, mit der sich die Basalkörperchen sehr gut darstellen lassen, während in unserem Falle die Granula den Eisenhaematoxylinlack gerade sehr leicht abgeben. Was nun endlich direkt für die Secretnatur der Granula spricht, ist die Tatsache, daß man alle Phasen ihrer Ausstoßung in das Darmlumen im Präparat findet. Ohne Zweifel handelt es sich hier um ein für die Darmverdauung wichtiges Zellsecret. Man kann diese Zellen mit den Panethschen Zellen des Säugerdarmes in Parallele stellen.

Der vierte und letzte Darmabschnitt, der den After sowie die ihm unmittelbar vorhergehenden Teile des Darmes umfaßt, ist von einem einfachen Flimmerepithel ausgekleidet, wie wir es auch in den übrigen Darmabschnitten gefunden haben. Wir treffen hier weder Becher- noch pigmentierte Zellen.

Was endlich die physiologische Bedeutung dieser auffallenden Verschiedenheiten in der Struktur des Darmepithels anlangt, so will ich meine Ansicht hierüber kurz darlegen.

Während über die Natur der erwähnten Granulazellen des dritten Darmabschnittes wohl kaum irgendwelche Zweifel herrschen können, so ist die Deutung der oben beschriebenen pigmentierten Zellen wesentlich schwieriger. Was bedeutet dieses Pigment, woher stammt es, und welche Aufgabe hat es zu erfüllen? Das sind Fragen, die nicht ganz leicht zu beantworten sind. Man kann zweierlei Ansicht sein. Entweder ist das Pigment ein Produkt der Zelltätigkeit, es wird also in den Zellen gebildet und in das Darmlumen ausgestoßen, um dann der Verdauung dienstbar gemacht zu werden. Oder aber das Pigment legt den umgekehrten Weg zurück, d. h. es stammt aus der Nahrung und wird von den Epithelzellen resorbiert, um dann weiter abgebaut zu werden.

Bei der kritischen Betrachtung dieser beiden Ansichten müssen wir uns zunächst der Nahrung des Tieres zuwenden. Bei allen untersuchten Tieren fand ich den Oesophagus stets leer, den Magen und Darm dagegen fast immer gefüllt. Die Nahrung charakterisierte sich durch die zahllosen im Darm sich findenden Trümmer von Kieselskeletten als Radiolarien. Die letzteren enthalten nun oft Pigment, und es ließ sich dasselbe in großen und kleinen Ballen auch stets im Magen- und Darminhalt nachweisen und zwar dergestalt, daß der Pigmentgehalt des Nahrungsbreies vom Magen zum After hin kontinuierlich abnimmt. Da die pigmentierten Zellen nun erst im zweiten und dritten Darmabschnitt auftreten, und auch die Farbe des Pigments des Nahrungsbreies und desjenigen der Zellen genau übereinstimmen, so erscheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß das in den Epithelzellen vorhandene Pigment aus dem Darminhalt resorbiert wird.

Mit dieser letzteren Anschauung läßt sich auch die Lagerung des Pigments in den Zellen sehr gut in Einklang bringen. Während die Hauptmasse desselben im apicalen Zellende liegt, zieht es sich in dünnem Belag an der Zellperipherie zur Basis der Zelle herab. Auf diesem Wege scheint es von der Zelle nach und nach verarbeitet und zerstört zu werden.

Endlich möchte ich noch bemerken, daß sich das Pigment weder in Chloroform oder Alkohol löst, also sicher kein gewöhnliches Fett enthält, noch in Mineralsäuren, noch in Alkalien. Auch wird das Pigment weder durch schweflige Säure noch durch Chlor gebleicht. Ebenso habe ich vergeblich versucht, Eisen in demselben nachzuweisen.

f. Die Speicheldrüsen.

Wie schon gesagt, treten mit dem vorderen Teil des Verdauungskanals die Speicheldrüsen in Verbindung. Sie stellen zwei, zur Längs-

achse des Tieres symmetrisch gelegene, cylindrische, schwach S-förmig gekrümmte etwa 1,25—1,5 mm lange und 0,15 mm dicke Schläuche dar (Fig. 1 *spd*), die hinter dem Schlundkopfe schon mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbar sind. Sie münden an der Übergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus in den Verdauungskanal ein (Fig. 33 *spd*) und erstrecken sich von hier dorsal- und lateralwärts.

Diese Schläuche sind ausgekleidet von einem Cylinderepithel, dessen Höhe im allgemeinen von der Mündung gegen das blinde Ende der Schläuche zunimmt und in maximo 50 μ beträgt (Fig. 33). An der Mündungstelle haben wir ein einfaches niedriges kubisches Epithel, das aber so rasch an Höhe zunimmt und so schnell in das secernierende Epithel übergeht, daß man von einem eigentlichen Ausführungsgang nicht wohl sprechen kann. Wenn Gegenbaur und Leuckart von einem Flimmerepithel im Ausführungsgang sprechen, so kann ich diese Beobachtung nicht bestätigen. Die eigentlichen secernierenden Zellen sind lange, cylindrische und konische Gebilde, deren Form von dem Secretionszustand der Zellen wesentlich abhängig ist (Fig. 34). Im secretleeren Zustande sind die Zellen sehr schmal, und ich zählte auf Querschnitten über 30 Zellen. Das Protoplasma erscheint homogen oder leicht körnig und färbt sich mit den angewandten Farbstoffen intensiv. Der ziemlich große chromatinreiche Kern liegt basal.

Die beginnende Ausarbeitung des Secrets kann man auch im fixierten Präparat beobachten (Fig. 34). Man erkennt sie daran, daß im Protoplasma, zuerst in der Nähe des Kernes, Vacuolen auftreten. Je mehr dann die Secretbildung und damit die Vacuolisierung zunimmt, um so mehr wächst der Umfang der Zelle, so daß die Nachbarzellen zur Seite und in die Tiefe gedrängt werden. In den secretgefüllten Zellen, deren Form außerordentlich an die der mehrfach beschriebenen Becherzellen erinnert, konfluieren die Vacuolen, so daß schließlich im fixierten Präparat das freie Ende der Zellen vollkommen leer und bauchig erscheint, während man in der schmalen basalen Zone eine den Kern umgebende dichte Protoplasmaansammlung findet. Während man, wie oben angegeben, von den leeren Zellen ca. 30 auf dem Querschnitt durch die Speicheldrüse zählt, wird das Drüsenlumen nur von fünf bis zehn solcher bauchiger Zellen begrenzt.

Zwischen den bauchigen Zellen erkennt man an vielen Stellen, nicht überall, Kerne, von geringen Protoplasmamassen umgeben (Fig. 34), die sich in allen Höhen des Epithels finden, ja sogar bis unmittelbar an das Drüsenlumen heranrücken. Man kann sich diesen Befund wohl kaum anders erklären, als daß es sich hier um secretleere Zellen handelt,

die von secretgefüllten Nachbarzellen vollkommen zusammengepreßt werden. Der Kern weicht dabei dem Drucke aus und gelangt so eventuell auch in die Nähe des Lumens. Nicht recht im Einklang mit dieser Erklärung steht allerdings die Tatsache, daß diese Kerne immer wesentlich kleiner sind als die der secretgefüllten Zellen, während wir doch gewohnt sind, bei den Drüsen der Wirbeltiere gerade das umgekehrte Bild zu sehen.

Wie aus dem Vorstehenden erhellt, ist es mir nicht gelungen, das Secret der Speicheldrüsen oder wenigstens seine Vorstufen in den Zellen zu fixieren, so daß ich nicht in der Lage bin, über seine Natur etwas Positives auszusagen. Sicherlich ist es kein Schleim, denn dieser erscheint an den übrigen Stellen des Darmtractus wohlerhalten. Auch ein eiweiß- oder fermentreiches Secret erscheint ausgeschlossen, denn ein solches würde wohl auch granuläre, fixierbare Vorstufen hinterlassen haben. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um ein sehr dünnflüssiges, wasserreiches Secret. Man könnte natürlich auch an ein Secret denken, das eine freie Mineralsäure enthält, das zur Lösung von etwaigen Kalkskeletten der Nahrungstiere dienen könnte. Ob aber solche Nahrung für unser Tier in Betracht kommt, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da ich Trümmer von Kalkskeletten niemals im Darm gefunden habe. Die von mir daraufhin untersuchten Tiere enthielten immer nur Reste von Radiolarienskeletten. Für die Lösung ihrer Kieselschalen dürfte sich allerdings wohl kein Drüsensekret eignen, weswegen man jene auch stets mehr weniger gut erhalten in den Kotballen des Enddarmes findet.

g. Die Leber.

Die zweite bei weitem größere Drüse, die mit dem Verdauungstrakt eine Verbindung eingeht, ist die unpaare Leber. Sie ist vollkommen in den Nucleus eingeschlossen, seine linke und ventrale Hälfte ausfüllend. Sie besteht aus rundlichen, kurzen Drüsenschläuchen, die sich in zwei größeren Ausführgängen sammeln, die dicht hintereinander in die dorsale Wand des Darmes, kurz vor seinem Eintritt in den Nucleus, einmünden. Die Leber stellt ursprünglich ebenfalls eine paarige Ausstülpung des Darmes dar, die sich im Laufe der Entwicklung durch Auswachsen und reichliche Verzweigung zu einem massigen Organ ausbildet. Sie ist also eine verzweigte tubulöse Drüse.

Bei der Beschreibung der etwas verwickelten Epithelverhältnisse will ich von den Ausführungswegen ausgehen. Dieselben besitzen eine durchschnittliche Weite von ungefähr 0,125—0,15 mm und sind mit

einem Epithel ausgekleidet, das eine direkte Fortsetzung des Darmepithels bildet und ganz wie dieses zusammengesetzt ist. Auf Fig. 35 habe ich diesen kontinuierlichen Übergang des Darmepithels (*dep*) in in das Leberepithel (*lep*) dargestellt. Von diesen beiden Hauptausführgängen gehen in ganz unregelmäßiger Weise die Lebertubuli ab, die immer sofort bei ihrem Abgang auch schon mit dem secernierenden Epithel ausgekleidet erscheinen. Der Übergang des dem Darmepithel völlig gleichenden Epithels der Ausführgänge in das Epithel der Lebertubuli ist also ein ziemlich unvermittelter. Die Flimmerzellen des ersteren werden rasch niedriger, die Becherzellen verschwinden und es treten an ihre Stelle die anfangs noch ziemlich niedrigen, bald aber hochkubischen bis cylindrischen eigentlichen Leberzellen.

Von den letzteren können wir vier Arten unterscheiden. Die einfachste Form stellt niedrige kubische Zellen dar, die eine ungefähre Höhe von 10—15 μ, eine Breite von 25—30 μ haben und mit einer meist flach gewölbten Kuppe ins Lumen vorspringen (Fig. 37). Nicht selten können sie auch von den später zu beschreibenden Zellen mehr oder weniger überlagert werden. Das auffallendste Merkmal an ihnen ist die große Affinität ihres Zellkörpers für saure Farbstoffe, so daß die Zellen in gut gefärbten Biondi-Präparaten durch ihre tief dunkelrote Färbung sofort ins Auge fallen. Das Protoplasma der Zellen ist in den basalen Teilen am dichtesten, es lichtet sich apicalwärts mehr und mehr auf, so daß der Zellkörper hier ein wabiges Gefüge annimmt. Irgendwelche Granulationen lassen sich in diesen Zellen nicht erkennen.

Der immer in der Einzahl vorhandene Kern liegt in der Zellmitte und fällt durch seine relative Größe auf. Er erreicht einen größten Durchmesser von 10 μ, er ist kugelig oder ovoid und enthält einen zentral gelegenen großen Nucleolus, von dem Chromatinstränge radienartig nach der Peripherie strahlen.

Die zweite Zellart unterscheidet sich von der ersteren einmal durch ihre Form und zweitens durch ihren Inhalt. Es handelt sich hier um ausgesprochen cylindrische Zellen, die eine Höhe von 30 μ und mehr erlangen. Sie sind relativ schmal, wenigstens in ihrem basalen Abschnitt, während das freie Ende in vielen Fällen kolbig aufgetrieben erscheint und mehr oder weniger weit in das Lumen vorspringt. Der Kern ist immer wesentlich kleiner als bei den vorigen Zellen, hat eine kugelige Form, einen Durchmesser von ca. 5 μ und liegt in einer basalen Zone dichten, in Biondi-Präparaten rot gefärbten Protoplasmas. In dem übrigen Teil der Zellen findet man mehr oder weniger zahlreiche ca. 3 μ große kugelige Granula, die sich in dem Biondischen Farbgemisch blau

färben (Fig. 36). Man findet diese Granula in allen Höhen der Zellen, bald liegen nur einige wenige in der Nähe des Kernes, bald erfüllen sie die ganze Zelle. Aber nicht nur in den Zellen selber sind sie vorhanden, sondern auch im Lumen der Schläuche findet man sie oft in größerer Zahl, meist dem freien Zellende dicht angelagert.

Die dritte Zellart unterscheidet sich von den beiden vorigen einmal dadurch, daß die Zellen noch höher und von ausgesprochen bauchiger oder keulenförmiger Gestalt sind (Fig. 38), und zweitens dadurch, daß der Zellkörper mit Ausnahme des schmalen basalen Teiles, der den kleinen, in einer geringen Menge von Protoplasma eingebetteten Kern enthält, mehr oder weniger mit größeren und kleineren braunen Körnern erfüllt ist. Die braune Farbe der Körner ist, wie ungefärbte Präparate zeigen, eine natürliche, es handelt sich also um eine gefärbte Secretvorstufe.

Die vierte und letzte Zellart findet sich an der Peripherie der Leber, es nehmen also diese Zellen das blinde Ende der Schläuche ein (Fig. 39). Die Zellen sind von verschiedener Form und Größe, bald niedrig kubisch, bald cylindrisch. Das Protoplasma dieser Zellen erscheint schwach vacuolisiert. Der kleine Kern liegt stets in den basalen Teilen der Zellen. Das, was diese Zellart charakterisiert, ist der Gehalt an tiefschwarzem Pigment, das immer in Form feinster Körnchen auftritt und an das des Darmepithels erinnert. Auch in seinen chemischen Reaktionen verhält es sich wie dieses, es löst sich nicht in Alkohol, Chloroform, Alkalien, Ammoniak oder in Säuren, auch läßt es sich nicht mittels schwefliger Säure bleichen. Diesem Pigment verdankt der Nucleus ohne Zweifel sein dunkles Aussehen.

Es tritt nun zunächst die Frage in den Vordergrund, ob wir es in diesen verschiedenen Zellen mit verschiedenen Entwicklungsstufen einer und derselben Zellart zu tun haben, oder ob es sich um funktionell differente Zellen handelt. Da wäre zuerst zu erwägen, ob die Leber von *Pterotrachea* ein rein secretorisches bzw. excretorisches Organ ist, oder ob ihr daneben noch resorptive Qualitäten zukommen. Der letztere Standpunkt wird für die Molluskenleber allgemein von Biedermann und Moritz, Enriques und Cuénot vertreten. Nach ihrer Auffassung sollen die Leberzellen zum Teil secretorische, zum Teil excretorische und zum Teil resorptive Tätigkeit entfalten. Würde das letztere der Fall sein, so müßte man doch wohl Darminhalt in den Leberschläuchen finden müssen. Biedermann und Moritz scheinen dieses Eindringen nicht beobachtet zu haben, obwohl sie gerade in der Resorption die Hauptaufgabe der Leber sehen. Enriquez läßt den Darm-

inhalt durch Kontraktion der Darmmuskulatur in die Leberschläuche eintreten und durch die Flimmerung der Cilien wieder zurückbefördert werden.

Bei unserm Tier ist der Darminhalt ein so charakteristischer, so unverkennbarer, daß er sich in den Leberschläuchen doch leicht müßte nachweisen lassen. Obwohl ich nun zahlreiche vollständige Schnittserien durch den Nucleus daraufhin untersucht habe, ist es mir doch in keinem Falle gelungen, auch nur einem einzigen Bruchstück einer Radiolarie in der Leber zu begegnen. Selbst in den Fällen, in denen der Darm bis zur Afteröffnung mit Nahrungsbrei gefüllt war, ließen sich Nahrungsteilchen in den Leberacini niemals nachweisen. Von einem Rücktransport des Nahrungsbreies durch Flimmerung, wie das Enriquez beschreibt, kann in unserm Falle gar keine Rede sein, denn Flimmerepithel besitzen nur die beiden Hauptausführungsgänge, nicht aber die Leberschläuche selbst. Ich kann mich deshalb nicht entschließen, für den vorliegenden Fall eine resorptive Tätigkeit der Leber anzunehmen. Dagegen spricht der eben erwähnte negative Befund und auch der Bau der Epithelzellen der Leberschläuche spricht vielmehr dagegen als dafür.

Es handelt sich also für unsre Betrachtungen nur noch um die Frage: Stellen die Leberzellen excretorische oder secretorische Elemente dar, oder finden sich beide nebeneinander. Alle Voruntersucher sind sich wohl darüber einig (Barfurth, Biedermann und Moritz, Enriquez, Frenzel), daß diese Frage in letzterem Sinne beantwortet werden muß, d. h. daß man in dem Epithel der Leberschläuche Secret- und Excretzellen unterscheiden müsse. Barfurth beschreibt von *Arion*, daß er die Excretkörnchen in großer Masse im Enddarm gefunden habe.

Ich kann in dieser Hinsicht ein bestimmtes Urteil nicht abgeben, da ich in keinem Falle sicher aus den Leberzellen stammendes Excret im Darm angetroffen habe. Aus diesem Grunde bin ich auch weit eher geneigt, den Leberzellen eine ausschließlich secretorische, als eine secretorische und excretorische Funktion zuzuschreiben.

Wenn wir nun wiederum zu den im Epithel der Leberschläuche beobachteten Zellen zurückkehren, so erscheint mir so viel sicher, daß die erste von mir beschriebene Zellart als secretleere Zellen aufzufassen sind. Dafür spricht ihre geringe Größe gegenüber den anderen, der dichte Bau ihres Protoplasmas und der große Kern.

Wenn diese ruhende Zelle beginnt, Secret in körniger Form auszuarbeiten, so macht sich das zuerst durch eine Auflichtung, durch eine Vacuolisation ihres Protoplasmas bemerkbar. Erst dann tritt die Vor-

stufe des Secrets in Form von Körnchen auf. Ich bin nun der Ansicht, daß diese Secretbildung in der Leber sich nach zwei Richtungen hin bewegt, und daß wir demnach zwei Arten von secretgefüllten Leberzellen zu unterscheiden haben.

Einmal sehen wir in der Nähe des Kernes gelbbraune Granula auftreten, mit deren allmählicher Zunahme der Zelleib mehr und mehr anwächst und kolbig in das Innere des Leberschlauches vorgetrieben wird. Es stellen diese braunen Körnchen eine Secretvorstufe dar. Hat die Zelle ihre maximale Ausdehnung erreicht, so stößt sie ihren Inhalt, die braunen Granula, ins Lumen aus. Man kann die ausgestoßenen Körnchen im Lumen der Leberschläuche unzweifelhaft nachweisen, doch erhalten sie sich nicht lange in ihrer ursprünglichen regelmäßigen Form. Man findet sie nämlich nicht mehr im Ausführungsgang, in dem man nur noch eine undeutlich körnige gelbliche Masse antrifft.

Von dieser eben beschriebenen trenne ich nun eine zweite Zellart ab, die sich dadurch auszeichnet, daß die ruhende Zelle beim Beginn ihrer Tätigkeit nicht Granula mit einer gelbbraunen Eigenfarbe ausarbeitet, sondern ungefärbte Körner, die sich dadurch auszeichnen, daß sie, wenn auch nicht gerade sehr ausgesprochen, basophil sind. Es sind das die sub 2 beschriebenen Zellen. Sie erreichen niemals die Größe der vorigen Art, wenn sie auch in den Form- und Kernverhältnissen jenen nicht unähnlich sehen. Auch bei ihnen treten die Granula zuerst in der Nähe des Kernes auf und umgeben ihn häufig in Form eines Kranzes. Diese Granula erreichen dieselbe Größe wie die gelben Körnchen, treten jedoch niemals in solcher Masse auf wie jene. In der secretgefüllten Zelle bilden sie eine im Biondi-Präparat leicht blau gefärbte Zone, die gegen das Lumen von rot gefärbtem Zellprotoplasma begrenzt wird. Auch sie werden zweifellos in das Lumen ausgestoßen, denn man findet sie hier noch häufiger als die vorigen. Aber auch sie erleiden Veränderungen, die wohl im wesentlichen auf Quellungserscheinungen zurückzuführen sind. Sie vergrößern sich, ihre Färbungsintensität nimmt ab und in ihrem Innern lassen sich nicht selten noch kleinere Körnchen erkennen.

Es würde sich demgemäß das Leberseeret zusammensetzen aus den von den beiden Zellsorten gelieferten Secretvorstufen, und dem entspricht auch durchaus das Bild, das der Inhalt der großen Leberausführgänge bietet, eine undeutlich körnige, gequollene Masse, zu deren Fortbewegung in den Darm die Cilien der Epithelzellen dienen.

Zum Schluß noch einige Worte über die peripheren Pigmentzellen der Leber. Sie zeigen, wie schon erwähnt, in ihrem Pigmentgehalt

eine gewisse Übereinstimmung mit den Epithelzellen des Darms. Daß es sich hier wie dort um resorbiertes Pigment handelt, ist ausgeschlossen. Es kann das Pigment nun in den Zellen selbst gebildet worden sein, oder durch den Blutstrom hierhergebracht und deponiert sein. Daß sich dieses Pigment nur in den oberflächlichsten Schichten der Leber findet und keiner Stelle der Peripherie fehlt, fasse ich als eine Schutzvorrichtung gegen Besonnung auf, was bei der oberflächlichen Lage des Nucleus und der pelagischen Lebensweise des Tieres verständlich ist.

IX. Kapitel: Geschlechtsorgane.

An die Schilderung der Leber soll sich nun die Besprechung der ebenfalls zum größten Teil in den Nucleus eingeschlossenen Geschlechtsorgane reihen, und ich will mit der Darstellung des männlichen Geschlechtsapparates beginnen.

Wir besitzen von demselben Beschreibungen, sowohl von LEUCKART als auch von GEGENBAUR. Da man nun die Abbildungen der beiden genannten Autoren häufig in Lehrbüchern reproduziert findet, dieselben aber mit meinen eigenen Befunden nicht ganz übereinstimmen, so will ich auch auf die mehr makroskopischen Verhältnisse hier näher eingehen.

I. Männliche Genitalorgane.

Wir können an den männlichen Geschlechtsorganen ihrer Lagerung entsprechend einen inneren und einen äußeren Abschnitt unterscheiden. Der erstere wird gebildet von dem in dem Nucleus eingeschlossenen Hoden und Samenleiter, der letztere dagegen liegt außerhalb des Nucleus an der rechten Körperseite und setzt sich zusammen aus der Flimmerrinne und dem Kopulationsorgan mit seinen Annexen. Wenden wir uns zunächst zu dem Hoden.

a. Hoden.

Während, wie wir sahen, die Leber die größere linke und ventrale Seite des Nucleus occupiert, nimmt der Hode die kleinere rechte und dorsale Partie ein. Er stellt eine tubulöse verzweigte Drüse dar und setzt sich aus zahlreichen längeren oder kürzeren, meist stark gewundenen Blindschläuchen zusammen, die nach innen, d. h. nach der Mitte der an den Hoden grenzenden Leberoberfläche zu zusammenfließen und zwar so, daß die einzelnen primären sich nach und nach zu sekundären bzw. tertiären paarweise verbinden. Es kommt so schließlich ein gemeinsamer Ausführungsgang zustande, die Wurzel des Vas deferens.

Die Hodenkanälchen stellen cylindrische etwa 100—120 μ dicke, spärlich verzweigte, gewundene, blind endigende Schläuche von etwa 1—1,5 mm Länge dar. Ihr Lumen ist in den verschiedenen Abschnitten von verschiedener Weite; es ist am engsten an dem blinden Ende der Schläuche und erweitert sich allmählich nach dem Samenleiter zu. Außen sind die Schläuche von einer außerordentlich dünnen, homogenen, strukturlosen Membran umhüllt, in die in größeren oder geringeren Abständen kleine blasse, nur schwer sichtbare Kerne eingelagert sind. Zwischen den einzelnen Kanälchen läßt sich eine Zwischensubstanz nicht nachweisen, wenn man von spärlichen zerstreuten Bindegewebszellen absieht. Nur an der Peripherie wird die Membrana propria der Hodenkanälchen von der bindegewebigen Wand des Nucleus durch eine zwei- bis dreifache Schicht von Zellen getrennt, die auch ganz kurze Ausläufer zwischen die blinden Enden der Hodenkanälchen schicken. Da sich diese Zellschichten aber auch im Bereich der Leber finden, so kann man sie nicht als dem Hoden eigene ansehen, sondern muß sie der Nucleuswand zurechnen.

Nach innen folgt auf diese Hüllmembran das Hodenepithel. Ich möchte dazu bemerken, daß ich mich bei der Darstellung desselben auf die allgemeinsten Dinge beschränken werde. Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine ausführliche Beschreibung der Spermatogenese von *Pterotrachea* zu geben, da sich für diesen Zweck mein Material nicht als zureichend erwiesen hat und auch nicht diesem Zweck entsprechend konserviert war. Im allgemeinen sprechen jedoch meine Präparate dafür, daß die Spermatogenese bei *Pterotrachea* in ganz ähnlicher Weise abläuft wie bei den ja schon so oft untersuchten Prosobranchiern (von Brunn, Kohler, Auerbach und vor allem Meves). Der wichtigste Unterschied liegt darin, daß wir hier bei *Pterotrachea* nur eine Art von Spermatozoen haben, nämlich eupyrene im Sinne von Meves.

Man kann an dem Hodenepithel und zwar in der gesamten Länge der Hodenkanälchen zwei differente Zellarten unterscheiden. Zunächst folgt nach innen auf die Membrana propria eine kern- und pigmenthaltige Protoplasmaschicht, an die sich weiter nach innen zu das eigentliche Samenepithel mit seinen zahlreichen Zellagen anschließt.

Die erstere entspricht bis auf geringfügige Unterschiede der Basalmasse der Prosobranchier. Sie stellt einen dünnen Belag eines körnigen, mit sauren Farbstoffen intensiv färbbaren Protoplasmas dar. Der Belag ist sehr dünn, augenscheinlich viel dünner als das von *Paludina* beschrieben worden ist. Nur da, wo die Kerne liegen, gewinnt

die Basalmasse größere Dicke. Von der letzteren strahlen, und zwar mit Vorliebe von den Kernstellen, lange, wenig breite Zipfel aus, die bis weit hinauf zwischen die Zellen des Hodenepithels reichen. Das Protoplasma der Basalmasse enthält feinste Pigmentkörnchen in großer Zahl, die sich sowohl in dem dünnen Wandbelag, als auch in den Ausläufern bis in deren feinstes Ende hinein vorfinden.

Die Kerne der Basalmasse (Fig. 40 u. 41 *bzk*) gleichen aufs Haar denen von *Paludina*, wie sie von MEVES beschrieben und abgebildet worden sind. Sie sind von ovoider Gestalt und unregelmäßiger Oberfläche bei einem mittleren Durchmesser von 6—8 μ. Sie sind immer so gelagert, daß ihre Längsachse der Kanälchenwand parallel liegt. Sie zeichnen sich durch eine dicke chromatische Membran und einen hohen Chromatingehalt überhaupt aus. Ebenso sind stets Nucleolen vorhanden.

In meinen verschiedenen Serien durch den *Pterotrachea*-Hoden ließ sich ein verschiedener Pigmentgehalt der Basalmasse unzweifelhaft feststellen. Er war am ausgesprochensten bei lebhafter Spermatogenese. Ließ dagegen das Samenepithel nur geringe Zeichen der Spermatogenese erkennen, so war auch der Pigmentgehalt ein ganz minimaler.

Unzweifelhaft haben wir in dieser Basalmasse ein Analogon der SERTOLIschen Zellen des Wirbeltierhodens zu sehen, und ihre Aufgabe besteht zweifellos in der Ernährung des Hodenepithels, sowie der reifenden Spermatozoen. In der Fortführung dieser Anschauung kommt man zu dem Schluß, daß die beschriebenen Pigmentkörnchen als Nährmaterial dienen. Dafür spricht einmal der verschiedene Pigmentgehalt in den verschiedenen Graden der Spermatogenese. Dafür spricht ferner die Tatsache, daß das Epithel des Samenleiters, in dem die Spermien anscheinend längere Zeit verweilen und den Schluß ihrer Reifung durchmachen, wiederum einen starken Pigmentgehalt aufweist.

Auch die Spermatogenese von *Pterotrachea* läßt die drei bekannten Perioden der Vermehrung, des Wachstums und der Reifung deutlich erkennen. Genau wie bei *Paludina*, so finden wir auch hier die Ursamenzellen in der Basalmasse gelegen, oft einem der Basalkerne dicht angelagert (Fig. 41). Basalkern und Spermatogonienkern lassen sich durch ihren verschiedenen Bau schon auf den ersten Blick deutlich von einander unterscheiden. Während der erstere chromatinreich und dementsprechend stark gefärbt ist, erscheint der letztere chromatinarm und blaß. Auch ganze Nester von Spermatogonien findet man so in die Basalmasse eingelagert. Der Spermatogonienkern ist immer von einem

nur ganz minimal dünnen, aber trotzdem stets deutlich nachweisbaren Protoplasmahof umgeben.

Die Teilung der Spermatogonien findet auch hier durch Mitose statt, und es resultieren kleine, kugelige, zu Haufen zusammengelagerte Zellen. Sie treten in die zweite Periode, die Wachstumsperiode, ein und werden zu Spermatocyten erster Ordnung. Die letzteren zeichnen sich aus durch ihre Größe und ihr blasiges Aussehen. Nun folgen die beiden Reifungsteilungen, die sich ebenfalls gut beobachten lassen, und die in allen wesentlichen Punkten den entsprechenden Stadien bei *Paludina* aufs Haar gleichen.

Weit weniger günstig erwiesen sich meine Präparate für das Studium der Spermiohistogenese, und kann ich nur soviel sagen, daß dieselbe höchstwahrscheinlich in ganz ähnlicher Weise zu verlaufen scheint wie bei *Paludina*.

Was nun endlich die reifen Spermatozoen anlangt, so stellen dieselben etwa 90 μ lange, äußerst dünne, fadenförmige Gebilde dar. Man kann an ihnen einen etwa 12 μ langen, nicht selten korkzieherförmig gedrehten Kopf, ein etwa 40 μ langes Mittelstück und einen ebenso langen Schwanz unterscheiden. Kopf und Mittelstück färben sich beide intensiv, sie geben bei der HEIDENHAINschen Färbung den Eisenhaematoxylinlack bei der Differenzierung sehr schwer ab, erscheinen also tiefschwarzblau, und zwar der Kopf noch stärker als das Mittelstück. Aus heterogenen Farbgemischen, wie z. B. der BIONDI-Lösung, nehmen Kopf und Mittelstück den basischen Farbstoff, hier also das Methylgrün, auf, mit dem sie sich leuchtendblau färben, während der Schwanz acidophil ist und sich mit dem Säurefuchsin rot färbt. Sowohl in den Hodenkanälchen als auch in dem Receptaculum seminis des Weibchens weisen die Spermatozoen stets dieselbe typische Lagerung auf. Sie liegen fast immer mit den Köpfen dicht nebeneinander, wobei die Köpfe stets nach dem Pigmentepithel der eben erwähnten Organe hinschauen, oder sich sogar mit demselben in Kontakt befinden.

b. Samenleiter.

Als Samenleiter bezeichne ich diejenige Strecke des Ausführweges, die sich aus dem Zusammenfluß der Hodenkanälchen entwickelt, vollständig innerhalb des Nucleus gelegen ist und ein flimmerloses Epithel besitzt.

Wir können schon äußerlich an dem Samenleiter zwei Abschnitte unterscheiden. Er stellt einen zunächst sehr engen, nur etwa 40 μ dicken Schlauch dar, der sich aber sehr schnell erweitert, so daß sein Durch-

messer bald das Drei- bis Vierfache jenes Betrages ausmacht. Der enge Anfangsteil des Vas deferens, der sich aus den Hodenkanälchen heraus entwickelt, stellt ein in vier bis fünf Windungen gelegtes Rohr dar.

Das erweiterte Stück spaltet sich mehrfach, die einzelnen Äste anastomosieren miteinander, und es entsteht ein Convolut von netzförmig miteinander verbundenen Kanälen, aus deren allmählicher Weitervereinigung ein einziger weiter Kanal resultiert, die Flimmerrinne. Wir haben hier also Verhältnisse, wie wir sie in ähnlicher Weise im Wirbeltierhoden wiederfinden. Das eben beschriebene Netzwerk mag wohl GEGENBAUR zu der Annahme verleitet haben, daß eine besondere, stark gelappte Drüse in den Samenleiter einmünde.

Was nun die feineren Bauverhältnisse zunächst des engen Anfangsteils des Samenleiters anlangt (Fig. 42), so ist derselbe außen von einer äußerst zarten Membrana propria umgeben, in die man in großen Abständen kleine flache ellipsoide Kerne eingelagert findet. Dieser Membrana propria sitzt nach innen ein aus kubischen etwa 6—8 μ hohen Zellen bestehendes Epithel auf. Die Zellen enthalten neben einem körnigen Protoplasma einen großen 3,5—4 μ messenden kugeligen Kern mit meist mehreren kleinen Kernkörperchen und einem äußerst deutlichen Chromatinnetz, dessen Stränge von kleinen Chromatinbrocken ihren Ursprung nehmen, die der Kernmembran dicht angelagert sind.

Nach relativ kurzem, fast geradem Verlauf erweitert sich, wie schon erwähnt, der Samenleiter zuerst allmählich, dann aber ziemlich stark und bildet das oben beschriebene Netzwerk. Hand in Hand mit der Volumenänderung geht auch eine auffällige Strukturänderung vor sich (Fig. 43). Es treten nämlich an Stelle der gewöhnlichen Epithelzellen Pigmentzellen. Der Membrana propria, die dieselben Verhältnisse wie im Anfangsteil aufweist, sitzen hochkubische bis niedrig cylindrische Zellen auf. Der meist ovoide, seltener kugelige Kern liegt in einer basalen Zone körnigen Protoplasmas und läßt neben einem großen kugeligen Kernkörperchen ein lichtes, aber sehr gut ausgebildetes Chromatinnetz erkennen. Das, was diese Zellen aber vor allem vor denen des vorigen Abschnittes auszeichnet, ist ihr Gehalt an schwarzen Pigmentkörnchen, die das ganze freie Zellende äußerst dicht erfüllen. Die Pigmentkörnchen sind entschieden größer als die der Basalmasse der Hodenkanälchen und liegen auch wesentlich dichter als jene. Man findet aber die Pigmentgranula nicht nur in den Zellen selbst, sondern auch in dem Lumen des Ausführganges zwischen den reifenden Samenfäden.

Die Epithelzellen zeigen an ihrem apicalen Ende eine auffallend unscharfe Begrenzung, und man kann sich des Eindruckes nicht

erwehren, an ein Auswandern der Pigmentkörnchen in das Lumen zu denken. Ich bin mir nun sehr wohl bewußt, daß hier Kunstprodukte infolge Verschleppung der Körnchen durch das Mikrotommesser entstehen können, aber trotzdem machen die Bilder doch ganz den Eindruck, als ob die Körnchen wirklich ausgestoßen würden und Nährmaterial für die reifenden Spermatozoen darstellten.

c. Die Flimmerrinne.

Der Samenleiter geht nun noch innerhalb des Nucleus in die Flimmerrinne über. Sie stellt innerhalb des Nucleus natürlich ein Rohr dar, das sich erst nach seinem Austritt aus dem Nucleus zu einer Rinne öffnet. Der Austritt erfolgt auf der rechten Seite des Nucleus, dicht neben dem kleineren der beiden Intestinalganglien. Die offene Rinne verläuft dann auf der Körperwand ein Stück weit schräg ventralwärts zu dem Kopulationsorgan, und zwar ragt sie nicht etwa über die Körperwand hervor, sondern ist in sie eingegraben, so daß die Rinnenränder mit der Körperoberfläche abschneiden. Ihre Länge ist natürlich abhängig von der Größe des Tieres, beträgt aber selbst bei kleinen Tieren schon mehrere Millimeter. Ihre Querschnittsform ist die einer Hohlrinne (Fig. 45).

Was nun ihren feineren Bau anlangt (Fig. 44), so sitzen in ihrem geschlossenen intranucleären Anfangsteil der Membrana propria 40—50 μ hohe, schmale cylindrisehe Zellen auf. Sie enthalten neben einem körnigen, sich in Biondi-Präparaten rot färbenden Protoplasma einen basal gelegenen kugeligen Kern von 6—7 μ Durchmesser. Das Chromatin liegt der Kernmembran in kleinen Brocken dicht an, von denen dünne, sich netzartig verzweigende Chromatinfäden ausgehen. Neben dem Chromatin ist fast immer ein kleines kugeliges Kernkörperchen in den Kernen vorhanden. Außerdem findet man aber in diesen Zellen große kugelige Granula, die bald den größten Teil der Zelle einnehmen, bald nur an dem freien Zellende angehäuft sind. Die Körnchen färben sich in dem Biondi-Gemisch intensiv rot, sind also acidophil. Das apicale Zellende trägt einen dichten ca. 5 μ hohen Flimmerbesatz, und ich möchte hervorheben, daß ich auch in diesen Flimmerzellen keine Basalkörperchen gefunden habe. Zwischen diese granulierten Zellen schieben sich schmale, basalwärts spitz auslaufende Zellen ein. Sie enthalten einen immer in der Mitte der Zellen gelegenen Kern, und sind ziemlich dicht mit braunschwarzen Pigmentkörnchen erfüllt. Das Pigment bildet eine dichtere Ansammlung am apicalen Zellende und zieht sich in dünner Lage an den Zellwänden basalwärts herab. Kurz bevor sich

die Flimmerrinne zur Halbrinne öffnet, erfolgt dann eine ziemlich plötzliche Strukturänderung. An Stelle der sehr hohen cylindrischen Granulazellen treten jetzt typische Becherzellen (Fig. 45), wie wir sie des öfteren in den andern Organsystemen angetroffen haben. Sie verhalten sich nicht nur in ihrer Form und in ihrer Struktur wie jene, sondern sie geben auch genau die gleichen färberischen Reaktionen, d. h. sie lassen in BIONDI-Präparaten neben einem zarten acidophilen protoplasmatischen Netzwerk ein reichliches, blau gefärbtes, also basophiles Secret erkennen, sowie einen großen kugeligen basophilen Kern, der meist in dem basalen Teil der Zelle gelegen ist. Zwischen diese Zellen schieben sich, ebenso wie in dem intranucleären Abschnitt der Flimmerrinne zwischen die Granulazellen äußerst schmale pigmentierte Zellen ein. Die letzteren sind hier oft so schmal, daß man in den meisten Fällen nur den Kern und einen schmalen Pigmentstreifen zwischen den Becherzellen deutlich erkennen kann. Die pigmentierten Zellen nehmen ziemlich rasch an Zahl ab und hören schließlich ganz auf, so daß das Epithel der eigentlichen Flimmerrinne nur aus den Becherzellen und spärlichen cylindrischen gewöhnlichen Epithelzellen besteht. Nach den Rändern der Rinne zu werden diese die Rinne auskleidenden Epithelzellen immer niedriger und gehen schließlich in das platte Körperepithel über.

Was nun die Funktion dieses Abschnittes der Samenleitung anlangt, so wird augenscheinlich von den Körnerzellen ein Secret abgesondert, das einen Bestandteil der Samenflüssigkeit bildet. In dem offenen Teil der Rinne und in dem diesem unmittelbar vorangehenden Abschnitt wird dann dieser Samenflüssigkeit aus den Becherzellen stammender Schleim beigemischt, was doch wahrscheinlich den Zweck haben dürfte, den Samenstrom in der offenen Rinne zusammenzuhalten und so ein Fortschwemmen der Spermatozoen zu verhindern.

d. Kopulationsorgan.

An den äußeren männlichen Geschlechtsorganen lassen sich wieder mehrere Abschnitte unterscheiden. Auch sie sind schon von LEUCKART und GEGENBAUR beschrieben worden, doch beschränkt sich ihre Darstellung nur auf die anatomischen Verhältnisse, ohne auf den histologischen Bau näher einzugehen. Der erste Abschnitt stellt einen kleinen muskulösen Sack dar (Fig. 2 u. Fig. 46 *bs*), der durch eine einfache Vortreibung der Körperwandung entstanden zu denken ist, und der somit in freier Kommunikation mit der Leibeshöhle steht. Aus der rostralen Circumferenz dieses von LEUCKART und GEGENBAUR als Basalstück

bezeichneten Sackes entwickelt sich ein relativ dünner, mit seinen Rändern spiralig aufgerollter drüsiger Teil (Fig. 2 u. 46 *dr*). Aus seiner caudalen Begrenzung (Fig. 2 und 46) gehen zwei, ungefähr cylindrische Fortsätze hervor und zwar ein kürzerer ventraler und ein diesen um mehr als das Doppelte an Länge übertreffender dorsaler Fortsatz. Der erstere ist von GEGENBAUR als eigentliches Begattungsorgan, der letztere von LEUCKART als Flagellum, von GEGENBAUR als Drüsenrute beschrieben worden. Da diese Bezeichnungen aber doch wohl nicht ganz den Funktionen der in Rede stehenden Abschnitte entsprechen, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, so habe ich es vorgezogen, den kürzeren ventralen Fortsatz als Kopulationshilfsorgan (Fig. 2 *coph* u. Fig 46 *coph*), den längeren dorsalen dagegen als Penis (Fig. 2 *p* und Fig. 47) zu bezeichnen.

Das Kopulationshilfsorgan hat an seiner Basis einen relativ großen Umfang, verjüngt sich aber nach dem distalen Ende ziemlich stark. Es besitzt ein etwa fingerförmiges Aussehen (Fig. 2 u. Fig. 46 *coph*) bei einer Länge von etwa 1 mm. Der Penis weist eine mehr gleichmäßige cylindrische Gestalt auf und hat eine Länge von etwa 3 mm, wobei ich bemerken möchte, daß sich diese Zahlenangabe auf einen Penis im erigierten Zustande bezieht, der sich für die Untersuchung besonders gut eignet, da hier die anatomischen Verhältnisse besser in die Erscheinung treten als bei einem nicht erigierten Penis. An dem distalen Ende des letzteren findet sich eine kleine kreisrunde Öffnung (Fig. 47 *o*), die in einen etwa bis zur Hälfte des Penis herabreichenden und hier blind endigenden Kanal führt. Diese Öffnung ist von einer ringlippenartigen, immer äußerst deutlich hervortretenden Aufwulstung (Fig. 47 *rl*) umgeben.

Was den histologischen Bau der einzelnen Abschnitte betrifft, so will ich denselben im folgenden in der angegebenen Reihenfolge abhandeln.

Der basale Sack (Fig. 46 *bs*) ist außen von einem einfachen Cylinderepithel bekleidet, dessen Zellen eine durchschnittliche Höhe von 20—30 μ erreichen und die neben einem körnigen Protoplasma einen basal gelegenen kugeligen Kern von 4—5 μ Durchmesser enthalten. Die Zellen sitzen einer äußerst zarten homogenen Membrana propria auf, auf die nach innen zu eine doppelte Lage sich rechtwinklig überkreuzender Muskelfasern folgt. Die äußere Muskelschicht ist relativ dünn und wird von der inneren um das Mehrfache an Stärke übertroffen. Von diesen zusammenhängenden Muskelschichten zweigen sich einzelne, sich wiederum reichlich verästelnde Fasern ab, die das Lumen des

Sackes, das, wie erwähnt, eine einfache Ausstülpung der Leibeshöhle darstellt, durchsetzen. Das Innere des basalen Sackes ist dann noch von einer Fortsetzung des inneren Gallertschlauches der Körperwandungen ausgekleidet. In diesen Sack tritt von der Leibeshöhle her ein ziemlich dicker Seitenzweig der großen Körperarterie (Fig. 46 *p.ar*), der sich aber wieder mehrmals teilt und Äste an die andern Abschnitte des Kopulationsorganes abgibt.

Der drüsige Abschnitt des Kopulationsorgans besitzt ein von dem vorigen vollständig abweichendes Epithel. Es besteht aus etwa 80 μ hohen und nur 10—12 μ breiten Secretzellen, die ihr Secret aber nicht etwa in das Innere dieses Abschnitts ergießen, sondern die dasselbe direkt nach außen entleeren (Fig. 46, 48, 49). In einer basalen, also dem Lumen des Drüsenabschnittes zugekehrten Zone unveränderten Protoplasmas liegt ein meist kugeliger, seltener ovoider Kern von 7—8 μ Durchmesser. Der letztere weist ein aus groben unregelmäßigen Strängen bestehendes Chromatinnetz und einen, selten zwei, kugelige Nucleoli auf. Das Chromatin und ebenso der Nucleolus färben sich in dem Biondi-Gemisch intensiv blau, sind also ausgesprochen basophil und verhalten sich demnach färberisch genau ebenso wie die Becherzellen aus dem Darm von Wirbeltieren. Das apicale Ende der Zellen habe ich in allen meinen Präparaten stets in den verschiedensten Secretionsstadien angetroffen. Die secernierende Zone reicht etwa bis zum zweiten Drittel der Zellen herab. Die Ausarbeitung des Secrets geht in der Weise vor sich, daß sich zuerst kleinere und größere Granula bilden, die eine große Affinität für saure Farbstoffe besitzen. In dieser, in Biondi-Präparaten also rot gefärbten, granulierten Masse treten dann an verschiedenen Stellen, jedoch meist immer in den basalen Teilen der Zellen, sich durch ihre leuchtend blaugrüne Färbung und bedeutend feinere Granulierung stets auf das deutlichste abhebende kleinere oder größere Bezirke auf. Diese letzteren, also stark basophilen Secretmassen nehmen auf Kosten der acidophilen Secretvorstufe immer mehr zu, bis schließlich der ganze apicale Teil der Zellen von einem feinkörnigen blauen Secret erfüllt ist. In diesem Zustande gleichen die Zellen, abgesehen von ihrer viel schlankeren Gestalt, vollkommen den schon an andrer Stelle ausführlich beschriebenen Becherzellen. Dieser Umstand im Verein mit dem genau gleichen färberischen Verhalten des Kernes mit dem der Schleimzellen aus dem Darm von Wirbeltieren läßt es durchaus berechtigt erscheinen, auch die in Rede stehenden cylindrischen Secretzellen als echte Schleimzellen anzusprechen. Ihr Secret wird zweifellos dazu dienen, den durch die Samenrinne zu dem Kopulationsorgan hinfließenden Samenstrom,

nachdem er hier angelangt ist, vor dem Fortgeschwemmtwerden zu bewahren. Im übrigen weist der Drüsenteil wieder genau die gleichen histologischen Verhältnisse auf, wie der vorher beschriebene sackförmige Abschnitt (Fig. 46). Wir haben auch hier wieder eine zarte homogene Membrana propria, darunter die beiden, sich rechtwinklig überkreuzenden Muskelschichten, von denen sich zahlreiche, das Lumen durchsetzende und sich reichlich verästelnde Muskelfasern abzweigen und eine das Lumen auskleidende dünne Gallertschicht. Das Lumen des Drüsenabschnittes steht mit dem des basalen Sackes in breiter, offener Kommunikation, es bildet eine direkte Fortsetzung jenes, ebenso, wie auch die verschiedenen Schichten, die die Wand dieser beiden Abschnitte bilden, kontinuierlich ohne scharfe Grenze ineinander übergehen.

Der dritte Abschnitt, den ich als Kopulationshilfsorgan bezeichnet habe, stellt eine einfache, sich in ihrem distalen Teil etwas konisch verjüngende, nach caudalwärts gerichtete Ausstülpung des basalen sackförmigen Abschnittes dar (Fig. 2 u. Fig. 46 *coph*). Was den Bau dieses Teiles anlangt, so haben wir hier genau die gleichen Verhältnisse wie dort, und kann ich auf die von dem basalen Sack gegebene Beschreibung verweisen.

Auch der Penis besitzt, was wenigstens seine Wandungen anlangt, genau den gleichen Bau wie der basale Abschnitt (Fig. 47) und kann ich auch hier auf die Beschreibung jenes verweisen. Nur an seinem äußersten, distalen Ende finden wir abweichende Verhältnisse. Wie schon erwähnt, wird die Öffnung des Peniskanals (Fig. 47 *o*) von einer wallförmigen Aufwulstung umgeben (Fig. 47 *rl*). Dieselbe setzt sich aus dicht gedrängt stehenden 60—80 μ hohen Becherzellen zusammen, die wieder das gleiche Aussehen und färberische Verhalten aufweisen wie die das Epithel des Drüsenabschnittes bildenden Secretzellen, und die, genau wie diese ihr Secret nach außen entleeren. Von der an dem distalen Ende befindlichen kreisrunden, etwa 50—60 μ weiten Öffnung erstreckt sich ein blind endigender Kanal in das Innere des Penis, der bis zur Hälfte der Länge des letzteren oder auch noch weiter hinabreicht, und der eine durchschnittliche Weite von 200 μ besitzt. Dieser Kanal ist von einem einfachen etwa 8—10 μ hohen kubischen Epithel ausgekleidet, das einer deutlichen homogenen Membrana propria aufsitzt. Nach außen folgt auf die letztere zunächst eine dünne Ringmuskelschicht und auf diese eine etwas dickere Längsmuskelschicht. Zwischen diesen Muskelschichten und jenen der Peniswand spannen sich zahlreiche feine, oft reichlich verästelte Muskelfasern aus. Nach außen

von der Längsmuskulatur des Kanals folgen dann in mehrfacher Schicht eigenartige Zellen, die fast das ganze Lumen zwischen Peniswand und Kanalwand ausfüllen. Sie sind es, die Gegenbaur dazu führten, den von mir als Penis bezeichneten Abschnitt als Drüsenrute anzusprechen, ihm also die Rolle eines bloßen Hilfsorganes bei der Kopulation zuzuteilen. Die erwähnten Zellen liegen in Paketen zu 20—30 zusammen, von einer gemeinschaftlichen bindegewebigen Hülle umgeben (Fig. 47 *stz* u. Fig. 50), von der mehr oder weniger vollständige Septen nach innen zwischen die Zellen sich erstrecken. Es sind große kugelige oder ovoide Zellen von etwa 8 μ Durchmesser, die neben einem äußerst feinkörnigen Protoplasma einen etwa 3,2 μ großen kugeligen Kern enthalten. Der Kern weist ein außerordentlich dichtes Chromatinnetz auf sowie einen kleinen Nucleolus. Das Chromatin färbt sich in dem Biondischen Farbgemisch blau, ist also basophil, so daß sich die Kerne von dem acidophilen Protoplasma der Zellen deutlich abheben. Daneben findet man aber noch in vielen Zellen und zwar stets innerhalb des Kernes einen auffallenden Körper, der diesen Zellen ihr charakteristisches Gepräge verleiht. Wir haben in diesem Körper höchstwahrscheinlich einen Eiweißkristall vor uns. Er besitzt eine äußerst regelmäßige spindelförmige Gestalt, eine Länge von ca. 3 μ und eine Dicke von 0,75—1 μ (Fig. 50 *cr*). Dieser Kristall färbt sich in dem Biondi-Gemisch leuchtend rot und besitzt ein sehr starkes Lichtbrechungsvermögen, so daß er durch seine intensive Färbung und seinen hohen Glanz sofort in die Augen fällt. Über die Bedeutung dieser Kristalle ins klare zu kommen, ist mir leider nicht gelungen. Von den in Betracht kommenden Deutungen erscheint mir diejenige noch am wahrscheinlichsten, daß die Kristalle bei der Copula als Reizmittel dienen könnten nach Art des Liebespfeiles der Heliciden. Was die Natur der Zellen überhaupt anlangt, so kann ich in ihnen auf keinen Fall Drüsenzellen sehen und ebensowenig in den Zellpaketen Drüsenfollikel, wie das von Leuckart und Gegenbaur beschrieben worden ist. Dagegen spricht einmal das Aussehen der Zellen, das ein von Drüsenzellen durchaus verschiedenes ist, und ferner der Mangel jeglichen Ausführganges aus den angeblichen Follikeln in den blindgeschlossenen Peniskanal. Ich weiß wohl, daß man mir hierauf erwidern könnte, daß ja auch in der später zu schildernden Schalen- und Gallertdrüse des Weibchens die Follikel ebenfalls keine direkte Verbindung mit dem Ausführungsgang der Drüse besitzen. Aber es liegen die Verhältnisse dort doch ganz anders wie hier, dort besitzt der Ausführgang keine Muscularis, so daß das Secret aus dem Follikellumen sehr wohl von den Epithelzellen des

Ausführganges aktiv aufgenommen werden kann, wie man es denn tatsächlich auch direkt beobachten kann, und wie ich es auf den Fig. 77 u. 78 dargestellt habe. Diese Möglichkeit kommt aber für den Peniskanal gar nicht in Betracht, da sich hier unter dem Epithel eine dichte Ring- und Längsmuskelschicht ausbreitet, die den Durchtritt eines etwa vorhandenen Secretes verhindern würde, die aber andererseits den erwähnten, auf beiden Seiten zugespitzten spindelförmigen Kristallen kein unüberwindliches Hindernis bieten würde, so daß die letzteren sehr wohl als Reizmittel bei der Copula fungieren können. Die Zellen sind meiner Ansicht nach im übrigen einfache Bindegewebszellen und dienen, was sich auch bei der Betrachtung von Schnitten durch den Penis (Fig. 47) ergibt, zur Ausfüllung des Zwischenraumes zwischen Peniswand und Kanalwand und damit zur besseren Befestigung des Kanals, der sonst in dem Innern des Penis frei flottieren würde.

Was nun endlich die Funktion der beiden zuletzt besprochenen Abschnitte des Kopulationsorganes anlangt, so wird der von mir als Kopulationshilfsorgan bezeichnete Abschnitt nur eine sekundäre Rolle bei der Kopula spielen und jedenfalls nur zum Festhalten des Weibchens dienen. Daß er, wie Leuckart und Gegenbaur beschrieben haben, das eigentliche Kopulationsorgan darstellt, erscheint aus mehreren Gründen höchst unwahrscheinlich. Erstens spricht gegen diese Annahme seine relative Kürze, und zweitens wäre es höchst unwahrscheinlich, wenn nicht gar unmöglich, daß ein einfacher fingerförmiger Fortsatz die Spermatozoen in das weit in das Innere des Nucleus hineinreichende und überdies stark gewundene Receptaculum seminis des Weibchens in so großer Menge, wie sie sich hier vorfinden, hineinpraktizieren könnte. Denn wenn man diesem Abschnitt die Rolle eines Penis zuschreibt, so muß man sich doch sagen, daß er bei dem Mangel jeglichen ausführenden Kanals, und da man ferner eine Fortsetzung der Flimmerrinne auf ihn nicht konstatieren kann, doch nur oberflächlich mit der Samenflüssigkeit beschmiert werden könnte, und daß beim Hineinzwängen in die relativ enge weibliche Geschlechtsöffnung der Samen zum bei weitem größten Teil einfach abgestreift und fortgeschwemmt werden würde. Viel wahrscheinlicher erscheint mir dagegen die Annahme, daß dem von mir als Penis bezeichneten Abschnitt die Rolle des eigentlichen Kopulationsorganes zukommt. Ich stelle mir vor, daß das Männchen aus der Flimmerrinne Samen mittels des Penis entnimmt, also in den blindgeschlossenen Kanal des letzteren bringt. Bei der Copula haftet sich nun das Männchen höchstwahrscheinlich mittels des, von den die Öffnung des Peniskanals wallförmig

umgebenden Becherzellen abgesonderten. Secretes derart an der äußeren Geschlechtsöffnung des Weibchens fest, daß die Öffnung des Peniskanals genau vor der letzteren zu liegen kommt. Durch die Kontraktion der Muskulatur des Peniskanals und der des distalen Penisabschnittes wird der Peniskanal verengert, und wenn dieser Vorgang plötzlich geschieht, der Same aus dem Peniskanal herausgeschleudert und durch die Vagina und den Uterus hindurch bis in das Receptaculum seminis hineingespritzt.

e. Der Saugnapf.

Noch ein Organ wäre hier zu erwähnen, nämlich der nur den männlichen Tieren zukommende Saugnapf. Derselbe liegt, wie ich schon bei den allgemeinen Organisationsverhältnissen ausgeführt habe, ungefähr in der Mitte der ventralen Circumferenz der Bauchflosse (Fig. 1 *sgn*). Er besitzt eine annähernd kugelige Gestalt und einen Durchmesser von ca. 0,75—1 mm. An seiner ventralen Seite findet sich eine etwa 0,3 bis 0,5 mm weite ungefähr kreisförmige Öffnung, die in einen geräumigen Hohlraum führt. Dorsal liegt dem Saugnapf das ebenfalls schon erwähnte kleine Saugnapfganglion auf (Fig. 51 *sg*). Von seiner dorsalen Circumferenz nehmen vier, jederseits zwei, starke Muskelbündel ihren Ursprung. Dieselben ziehen divergierend und sich stark verjüngend schräg dorsalwärts, um sich ungefähr in der Mitte der Bauchflosse zwischen den Muskelfasern der letzteren zu verlieren.

Was nun den histologischen Bau des Saugnapfes anlangt, so will ich ihn an der Hand der Fig. 51, die einen Sagittalschnitt durch den Saugnapf darstellt, schildern. Außen ist der Saugnapf von einem niedrigen kubischen Epithel bedeckt. Gegen die ventral gelegene Öffnung hin nehmen die Zellen allmählich an Höhe zu, so daß wir hier ein durchschnittlich 20 μ hohes Cylinderepithel haben. An der Saugnapföffnung werden die Zellen noch höher, doch besteht das Epithel hier nicht aus einfachen Cylinderzellen, sondern ebenso wie an dem übrigen freien Rande der Bauchflosse aus Becherzellen. Dieselben erstrecken sich ein beträchtliches Stück weit in das Innere der Öffnung hinein und bilden auf diese Weise die Auskleidung der letzteren. Die Becherzellen haben eine durchschnittliche Höhe von 25—30 μ und zeigen im übrigen genau das gleiche Verhalten, besonders in färberischer Hinsicht, wie die schon so oft beschriebenen Becher- und Schleimzellen an den übrigen Körperstellen. Wir haben es auch hier wieder zweifellos mit Schleimzellen zu tun, deren Secret für die Festhaftung des Tieres, sei es bei der Kopula an dem Weibchen, sei es an festen Gegenständen von Bedeutung sein

wird. Nach dem Innern des Saugnapfes zu nimmt dann das Epithel wieder ziemlich rasch an Höhe ab, und auch die Becherzellen verlieren sich, so daß das Lumen von einem einfachen, nur 3—4 μ hohen Pflasterepithel ausgekleidet ist.

Sowohl das den Saugnapf überziehende, als auch das ihn auskleidende Epithel sitzt einer dünnen homogenen Membrana propria auf.

Nach innen zu folgt dann auf die Membrana propria des äußeren Epithels eine ca. 10 μ dicke Längsmuskelschicht. An der dorsalen Begrenzung des Saugnapfes sammeln sich die Fasern dieser Schicht zu den oben erwähnten vier dicken Muskelbündeln, die in der Hauptsache der Befestigung des Saugnapfes in der Substanz der sehr dünnen Bauchflosse dienen. Zwischen dieser Längsmuskelschicht und der Membrana propria des das Lumen auskleidenden Epithels spannen sich die Fasern einer mächtigen ca. 90 μ dicken Radiärmuskelschicht aus.

II. Weibliche Genitalorgane.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind ebenso wie die männlichen schon von Leuckart und Gegenbaur beschrieben und abgebildet worden, doch sehe ich mich auch hier wiederum genötigt näher darauf einzugehen, da sich die Beschreibungen und Abbildungen jener Autoren nicht in allen Punkten mit meinen eignen Befunden decken.

Ebenso wie bei dem männlichen Geschlechtsapparat können wir auch an den weiblichen Genitalorganen einen intranucleären und einen extranucleären Abschnitt unterscheiden, doch macht der letztere nur einen verschwindend geringen Teil der ganzen Anlage aus. Der intranucleäre Abschnitt läßt fünf mehr oder weniger deutlich voneinander abgesetzte Teile erkennen, die ich an der Hand der Textfig. 25 besprechen möchte. Seine Hauptmasse stellt der Eierstock (*ov*) dar. Aus diesem geht der Eileiter (*ovd*), ein zunächst enger Gang hervor, der sich schon nach kurzem Verlauf zu dem dritten Abschnitt erweitert, den ich als Receptaculum seminis (*rcp*), der Nomenklatur der Autoren folgend, bezeichnen will. An das letztere schließt sich ein weiter Gang der Uterus (*u*), in den eine mächtige, dem Eierstock an Umfang fast gleichkommende Drüsenmasse, die Schalen- und Gallertdrüse (*d*) einmündet.

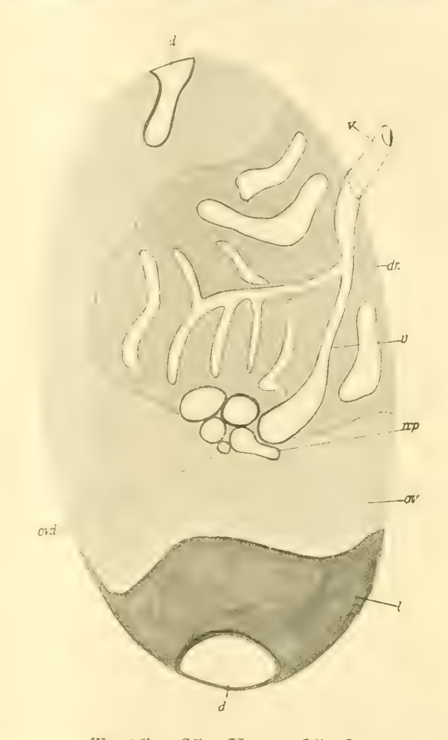
Der extranucleäre Teil des weiblichen Geschlechtsapparates repräsentiert ein nur kurzes, aus dem Uterus hervorgehendes, diesen an Weite ungefähr gleichkommendes, die Gallertdrüse durchsetzendes Rohr, die Vagina (*v*).

Ich möchte nun in Kürze zunächst die makroskopischen und

topographischen Verhältnisse dieser einzelnen, soeben aufgeführten Teile schildern, da in dieser Hinsicht meine eigenen Befunde wesentlich von denen der früheren Autoren abweichen.

Der Eierstock (Textfig. 25 *ov*) stellt eine große Drüsenmasse dar, die, das Tier mit der Bauchflosse nach unten gekehrt gedacht, ebenso wie der Hoden bei den männlichen Tieren, in der Hauptsache die mittlere Partie des Nucleus einnimmt.

Der Eileiter (Textfig. 25 *ovd*) entwickelt sich aus den mittleren Teilen des Eierstocks, so daß sein Ursprung ungefähr im Centrum des Nucleus liegt. Er verläuft von hier horizontal gerade nach rechts zwischen Eierstock ventral und Schalendrüse dorsal, um nach kurzem Verlauf in das Receptaculum seminis überzugehen. Der Übergang des Eileiters in das Receptaculum seminis (*rcp*) erfolgt derart, daß das Ende des ersteren in den Anfangsteil des letzteren eine kurze Strecke weit eingeschoben, intussuscipiert, erscheint.



Textfig. 25. Vergr. 15 : 1.
Schematischer Längsschnitt durch den Nucleus eines Weibchens. *d*, Darm; *dr*, Schalen- und Gallertdrüse; *l*, Leber; *ov*, Ovarium; *ovd*, Eileiter; *rcp*, Receptaculum seminis; *u*, Uterus; *v*, Vagina.

Das Receptaculum seminis (*rcp*) beschreibt mehrere horizontal verlaufende Windungen, die im wesentlichen rostral und rechts von der Einmündungsstelle des Eileiters liegen. Es übertrifft den Eileiter beträchtlich an Weite und Länge und schickt zentralwärts einen bis ungefähr in die Mitte des Nucleus, in die Gegend der Ursprungsstätte des Eileiters reichenden blindgeschlossenen Fortsatz. Cranialwärts geht das Receptaculum seminis, indem es sich schräg nach rechts und dorsalwärts wendet, in den Uterus über. Das Receptaculum ist also nicht, wie das in den bekannten Abbildungen Leuckarts dargestellt wird, ein kleiner Sack, sondern ein langes stark gewundenes Rohr.

Der Uterus (*u*) verläuft im wesentlichen von ventral nach dorsal,

zunächst in die Drüsenmasse eingeschlossen und dann dicht unter der rechten Wandung des Nucleus. Er stellt eine flache Tasche dar, die sich dorsalwärts erweitert, und geht bei seinem Austritt aus dem Nucleus ohne scharfe Grenze in die Vagina über.

Die Vagina (*v*) ist ein ziemlich kurzes Rohr, das die Körpergallerte von ihrer Ursprungsstätte aus dem Uterus nach schräg dorsalwärts und rechts durchsetzt und mit der engen äußeren Geschlechtsöffnung auf der rechten Körperseite nach außen mündet.

Die Schalendrüse (*d*) ist eine spiralig gewundene Drüse, die das rechte dorsale Viertel des Nucleus einnimmt. Sie grenzt in beträchtlicher Ausdehnung an die rechte Nucleuswand, caudal wird sie vom Darm und ventral vom Eierstock begrenzt. Die Schalendrüse wird zum Teil vom Uterus durchsetzt und öffnet sich schließlich in diesen.

Aus dieser Beschreibung und der schematischen Figur 25 geht wohl ohne weiteres hervor, daß das Verhältnis der Drüse zum Uterus ein wesentlich anderes ist, als das die, anscheinend nach einem durch Freipräparieren hergestellten Totalpräparat angefertigte Leuckartsche Abbildung demonstriert.

Nach dieser, die anatomischen Verhältnisse wiedergebenden, Beschreibung des weiblichen Genitalapparates will ich mich zur Darstellung der feineren Bauverhältnisse der einzelnen Abschnitte wenden.

a. Der Eierstock.

Was zunächst das Ovarium anlangt, so stellt dasselbe ein aus zahlreichen gewundenen, spärlich verzweigten Schläuchen bestehendes Gebilde dar. Die einzelnen Eischläuche sind drehrund und haben eine durchschnittliche Dicke von 100—150 μ. Sie sind an dem einen, peripheriewärts schauenden Ende blind geschlossen und fließen ebenso wie die Hodenkanälchen nacheinander paarweise zusammen, so daß aus ihrem Zusammenfluß schließlich der Eileiter resultiert. Außen sind die Eischläuche von einer äußerst dünnen, sich mit sauren Farbstoffen intensiv färbenden homogenen Membrana propria überzogen, in die flache, ovoide Kerne eingelagert sind. Nach innen zu sitzt dieser Propria das einschichtige Eiepithel auf (Fig. 52 *ep*). Das letztere besteht nur aus einer einzigen Art von Zellen, den Eizellen. Besondere Nährzellen, sogenannte Dotterzellen, wie man sie in den Ovarien von Gasteropoden findet, sind hier nicht vorhanden.

Man findet nun die Eizellen innerhalb des Ovariums in den verschiedensten Entwicklungsstadien. Ihre definitive Reife erlangen die Eier jedoch erst, nachdem sie innerhalb des weiblichen Körpers besamt

und beschalt worden sind, außerhalb desselben nach der Eiablage, wie das von O. HERTWIG, FOL und BOVERI schon beschrieben worden ist.

Ich will mich nun dazu wenden, die einzelnen Stadien der Eireifung vom Urei bis zur Eiablage etwas ausführlicher zu beschreiben.

Die Ureier (Fig. 52 *u*), die Zellen des Eierstockepithels, aus denen die Eier durch Teilung hervorgehen, liegen der Membrana propria des Eischlauches mit breiter Basis dicht an und erreichen nur eine geringe Höhe, während die heranreifenden Eier mehr oder weniger weit in das Lumen des Eischlauches hineinragen. Man trifft so Stellen, in denen das Eiepithel anscheinend zweischichtig ist. Der Membrana propria liegen oft in fast kontinuierlicher Reihe die kleinen Ureier an, während das Lumen von den Eiern in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien ausgekleidet wird. Die letzteren stehen aber immer noch durch einen mehr oder weniger breiten Fortsatz mit der Membrana propria in Kontakt, wovon man sich auf vollständigen Schnittserien leicht überzeugen kann. Wir haben es also hier nur mit einer scheinbaren Zweischichtigkeit des Eiepithels zu tun, dasselbe ist in Wirklichkeit nur zweireihig.

Die Ureier (Fig. 52 *u*, 53, 54) sind kleine, nur ca. 8—10 μ große ovoide Zellen mit einem großen kugeligen oder ebenfalls ovoiden Kern von 5—6 μ Durchmesser. Das Protoplasma dieser Zellen ist also auf einen ziemlich dünnen, den Kern schalenförmig umgebenden Belag beschränkt und weist eine dichte körnige Struktur auf. Der Kern ist durch eine sich scharf abhebende Kernmembran ausgezeichnet und besitzt neben einem äußerst lichten Chromatinnetz einen etwa 2 μ großen und meist noch einen zweiten kleineren Nucleolus.

Die Ureier trifft man nun bei dem einen Tier vollkommen in Ruhe, während das andere sie in regster Mitose zeigt; und zwar müssen die Teilungen äußerst schnell aufeinander folgen, denn man kann häufig in einem Gesichtsfeld bei Immersionsvergrößerung zehn und mehr Mitosen zählen (Fig. 52 *u i.t*). In solchen Fällen von reger Teilung der Ureier konnte ich auch immer zahlreiche Eier in den Ausführwegen und in den Taschen der Schalendrüse nachweisen, so daß also anscheinend Neubildung und Abstoßung der Eier gleichen Schritt halten. Waren dagegen keine Eier in den Ausführgängen zu sehen, so fanden sich auch keine Mitosen in den Ureiern.

Ich möchte hier noch bemerken, daß, wenn bei einem Tier die Oogenese in vollem Gange ist, man auch in allen Abschnitten der Eischläuche alle möglichen Entwicklungsstadien von Eiern antrifft. Es

ist also kein Entwicklungsstadium auf einen bestimmten Abschnitt des Eischlauches beschränkt.

Was nun die weitere Entwicklung der Eier anlangt, so will ich bei der Beschreibung derselben so vorgehen, daß ich zunächst die Formveränderungen der Eier und sodann die einzelnen Bestandteile der Eizellen in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung nacheinander durchspreche.

Die äußere Form der Eier erleidet im Laufe der Entwicklung weitgehende Veränderungen (Fig. 53—70). Bei seiner Größenzunahme wächst das Ei in das Lumen des Eischlauches hinein, es wird zunächst ungefähr kubisch, dann nähert es sich der Cylinderform und endlich schwillt der ins Lumen hineinragende Abschnitt mehr oder weniger kolbenförmig an, so daß Formen entstehen, wie wir sie z. B. im Ovarium der Gasteropoden zu sehen gewohnt sind. Man kann so einen an der Membrana propria des Eischlauches festsitzenden Stiel und einen ins Lumen vorgeschobenen Eikörper unterscheiden, welch letzterer immer den Kern birgt. Der Stiel kann sich mehr oder weniger verdünnen, er kann aber auch in anderen Fällen dem Eikörper an Umfang wenig nachgeben. So ausgesprochene Stielbildungen, wie sie z. B. bei Lamellibranchiern (*Cyclas*) die Regel bilden, gehören hier zu den Seltenheiten. Die Eiform wird daneben noch wesentlich beeinflußt durch die benachbarten Eier, denn bei dem gegenseitigen Drücken und Drängen der heranwachsenden Eier erfahren dieselben die mannigfaltigsten Formveränderungen, so daß man oft Eier von ganz unregelmäßiger Gestalt (Fig. 52, 57 und 63) trifft. Erst wenn die Eier in das Lumen des Eischlauches abgestoßen sind, nehmen sie wieder eine mehr regelmäßige ovoide Gestalt an. Ob diese Abstoßung die Folge des von den benachbarten Eiern ausgeübten Druckes ist, oder ob sich das Ei aktiv daran beteiligt, läßt sich nicht entscheiden, aber jedenfalls wirken beide Faktoren Hand in Hand.

Im Verlaufe seiner Entwicklung nimmt das Ei kontinuierlich an Größe zu. Während, wie erwähnt, die Größe des Durchmessers der Ureier zwischen 8 und 10 μ schwankt, erreicht das in das Lumen des Eischlauches abgestoßene und in den Eileiter eintretende Ei einen Durchmesser von 100 μ, so daß es sich also um mindestens das Zehnfache vergrößert hat. Innerhalb der angegebenen Grenzen findet man alle möglichen Übergangsgrößen.

Der Eikörper macht ebenfalls eine weitgehende Veränderung durch. Während das Protoplasma der jungen Eier äußerst dicht und körnig ist (Fig. 53—56), lichtet es sich im Laufe der Entwicklung mehr und

mehr auf und nimmt eine fädige Struktur an (Fig. 57 u. 58). Die Auflichtung des Protoplasmas beginnt immer in den peripheren Teilen des Eies, so daß zuerst ein lichter Saum das dichtere körnige Protoplasma umgibt. Dieser Saum verbreitert sich nach innen, bis schließlich der ganze Eikörper von einem feinfädigen lichten Protoplasma erfüllt ist (Fig. 59). Von einem bestimmten Stadium der Entwicklung an, wie ich solches in Fig. 61 dargestellt habe, erfährt das Eiplasma eine abermalige Strukturänderung, es lichtet sich noch mehr auf und nimmt eine Schaum- oder Wabenstruktur an. Hand in Hand mit dem Auftreten des Wabenwerks geht die Entwicklung des Dotters vor sich, die ich weiter unten besprechen will.

Wenn die Eier eine durchschnittliche Größe von 20 μ erreicht haben, so tritt in unmittelbarer Nähe des Kernes ein kleiner kugeliger Körper von etwa 5 μ Durchmesser, der Dotterkern, auf (Fig. 55 *dk*). Derselbe färbt sich in HEIDENHAIN-Präparaten intensiv schwarzblau und hält den Haematoxylinlack auch bei weitgehender Differenzierung sehr fest. Er wird darin nur noch vom Nucleolus übertroffen und gleicht in dieser Beziehung dem Chromatin, so daß sich mit der HEIDENHAINschen Eisenhaematoxylinfärbung der Dotterkern sehr präzis darstellen läßt. In den größeren Eiern zeigt der Dotterkern die mannigfaltigsten Formen, bald ist er kurz stabförmig, bald hakenförmig gebogen, bald umgibt er einen Teil des Kernes kappenartig (Fig. 55—59). Auch ist der Dotterkern in den größeren Eiern stets in der Mehrzahl, oft bis zu drei und vier vorhanden (Fig. 60). Er erreicht nicht selten eine Länge von 20—40 μ. Auch gelingt es sehr häufig, in den größeren Dotterkernen eine beträchtliche Anzahl kleiner, ziemlich regelmäßiger Vacuolen nachzuweisen, wie das auch aus den Fig. 58—60 hervorgeht.

Fragt man nun nach der Herkunft des Dotterkernes, so kann ich ebensowenig wie VAN BAMBECKE, HENNEGUY, VAN DER STRICHT und andre Autoren, die den Dotterkern an anderen Objekten beschrieben haben, eine sichere Angabe über seine Herkunft machen. Zunächst muß es auffallen, daß man in jüngeren Eiern von 10—20 μ Durchmesser, die noch keine Spur eines Dotterkernes erkennen lassen, neben dem großen, sich äußerst intensiv schwarzblau färbenden Nucleolus, stets auch ein um vieles kleineres Kernkörperchen findet, und zwar immer in unmittelbarer Nähe der Kernmenbran (Fig. 54). Andererseits findet man nun in Eiern, in denen sich die ersten Spuren des Dotterkernes nachweisen lassen, den letzteren in Form eines kleinen kugeligen Körpers der Kernmembran von außen dicht angelagert, so daß man öfter den Eindruck gewinnt, als ob der Dotterkern eine knospenartige Ausstül-

pung des Kernes darstellt (Fig. 55). Was nun besonders in die Augen fällt, ist, daß man auf diesem Stadium nur noch den einen größeren Nucleolus in den Kernen findet, während der kleinere sich nicht mehr nachweisen läßt. Wenn ich nun auch das Durchtreten dieses kleinen Kernkörperchens durch die Kernmembran nicht direkt habe beobachten können, so macht es mir doch das Studium meiner zahlreichen Präparate äußerst wahrscheinlich, daß der Dotterkern aus jenem Nucleolus hervorgeht.

Ich möchte im Anschluß an die Beschreibung des Dotterkernes noch einer mit ihm in engster Beziehung stehenden Erscheinung Erwähnung tun. Der Dotterkern liegt fast immer, wie das auch von VAN BAMBECKE, HENNEGUY und VAN DER STRICHT an anderen Objekten beschrieben und abgebildet worden ist, innerhalb einer vacuolenartigen Höhlung des Zellkörpers. Studiert man diese Stelle eingehender, so findet man an Eiern von 20—30 μ Durchmesser von jener Höhlung ein Kanal- oder Spaltensystem ausgehend (Fig. 65—67), das den Eikörper durchsetzt und an seiner Oberfläche ausmündet. Am deutlichsten sind diese Kanälchen immer in den peripheren Eischichten, also auf An- oder Flachschnitten durch die Eier zu sehen (Fig. 66). Hier kommunizieren die Kanälchen vielfach miteinander und bilden ein in die peripheren Eischichten eingelagertes feines Netzwerk. Ich bemerke aber noch ausdrücklich, daß sich das eben beschriebene Kanalsystem nur in Eiern mittleren Entwicklungsstadiums, nicht aber in ganz jungen oder in den großen Eiern nachweisen läßt.

Ohne Zweifel handelt es sich hier um eine Art Trophospongium, wie es zuerst wohl von HOLMGREN an Nervenzellen und später von vielen anderen Autoren auch für andere Zellen beschrieben worden ist.

Ungefähr auf solchen Stadien der Entwicklung, wo das Eiplasma eine wabige Struktur angenommen hat, beginnt der Zerfall des Dotterkernes (Fig. 61). Zuerst wird der bis dahin glatte Kontur desselben unregelmäßig lappig und schließlich schnüren sich Teilchen von verschiedener Größe und Form von der Masse des Dotterkernes ab. Diese gelangen in die Vacuolen des Eiplasmas, nehmen mehr und mehr Kugelgestalt an und wachsen schließlich zu den etwa 1—4 μ großen Dotterkügelchen heran. Die Dotterkügelchen, die anfangs nur spärlich vorhanden sind, nehmen sehr rasch an Zahl zu, so daß man oft Eier, die noch mit dem Eischlauch in Kontakt stehen, strotzend mit Dotterkernen gefüllt findet.

Die Dotterkügelchen färben sich mit dem Orange des BIONDI-Gemisches intensiv gelbrot, bei der Färbung mit Eisenhaematoxylin

nach HEIDENHAIN geben sie den Haematoxylinlack noch schwerer wie der Nucleolus ab, so daß sie noch intensiver schwarzblau gefärbt erscheinen wie der letztere.

Dieser intensiv färbbare Dotter erreicht seine größte Ausbildung in Eiern, die nahe daran sind, sich von der Wand des Eischlauches abzulösen. Dann tritt eine Änderung in dem färberischen Verhalten des Dotters ein, indem die Dotterkörner von jetzt ab immer schwerer färbbar werden. So findet man bei Eiern, die ihre Eierstocksreife erlangt haben, neben dunklen Dotterkügelchen ungefähr gleich viele helle, bei Eiern aus dem Receptaculum seminis überwiegen die hellen schon erheblich (Fig. 68), und bei beschalten Eiern sind dunkle Dotterkörner nur noch in ganz geringer Zahl vorhanden (Fig. 70). Wir haben es hier ohne Zweifel mit einer chemischen Umwandlung der Dotterkörner zu tun, die man als Dotterreifung bezeichnen kann, und die ihren Ausdruck in dem Verhalten der Dotterkörner gegenüber dem Haematoxylinlack findet.

Der Kern endlich macht ebenso wie die übrigen Bestandteile des Eies während der Entwicklung des letzteren sehr augenfällige Umwandlungen durch. In den Eimutterzellen stellt der Kern ein relativ großes ca 5—6 μ messendes kugeliges Bläschen dar (Fig. 53 u. 54), das von einer deutlichen Kernmembran umgeben ist, und in dem man neben einem äußerst feinen Chromatinnetz ein größeres und meist noch ein kleineres exzentrisch gelegenes homogenes Kernkörperchen wahrnehmen kann. Mit dem Wachstum des Eies hält auch das des Kernes ungefähr gleichen Schritt, so daß das Größenverhältnis beider, die Kernplasmarelation, zunächst wenigstens ungefähr die gleiche bleibt. Später jedoch verschiebt sich das Verhältnis der Größe des Eies zu der des Kernes etwas zu Ungunsten des letzteren. Ich habe in einer Anzahl von Eiern diese Kernplasmarelation zahlenmäßig bestimmt, und die folgenden Zahlen zeigen, wie sich das Verhältnis von Kerngröße zur Gesamtgröße des Eies im Laufe der Entwicklung ändert:

Eigröße	Kerngröße
8	5
10,5	6
38	22
41	27
60	30
68	32
70	33
90	40

Recht augenfällige Veränderungen erleidet auch die Kernform auf dem Wege vom Urei bis zum beschalten Ei.

Während der Kern in den Ureiern und auf den ersten Stadien der Entwicklung eine höchst regelmäßige Kugelgestalt aufweist (Fig. 53 bis 60), nimmt er dann, wenn die ersten Zeichen der Dotterbildung auftreten, d. h. also zu der Zeit, wo der Dotterkern zerfällt, eine mehr unregelmäßige Gestalt an. Aus der Kugel wird zunächst ein Ellipsoid (Fig. 61 u. 62) und schließlich beginnt der Kern lappige Fortsätze auszustrecken, so daß eine ganz unregelmäßige Gestalt zustande kommt (Fig. 64, 68). Das letztere ist aber durchaus nicht immer die Regel, denn man findet auch in den der Abstoßung nahen dottergefüllten Eiern ab und zu einen vollkommen kugeligen Kern mit glattem Kontur (Fig. 63). Es ist nun die Frage, ob wir es in den lappigen Kernen nicht mit Artefakten zu tun haben. Nach den Erfahrungen, die von anderen Autoren an anderen Objekten gemacht worden sind, an denen jene sich aktiv amöboid bewegende Kerne beschrieben haben, darf diese Frage wohl unbedenklich verneint werden. Ich werde weiter unten noch einmal Gelegenheit nehmen, darauf zurückzukommen.

Die Kernmembran ist in den jüngsten Stadien im allgemeinen am wenigsten deutlich entwickelt, obwohl sich gerade hier der helle Kern gegen das außerordentlich dichte, dunkle Eiplasma sehr scharf absetzt (Fig. 53—58). Später, bei der Auflichtung des Plasmas, tritt sie schärfer hervor (Fig. 59—64) und ist im beschalten Ei sehr deutlich als aus einzelnen Chromatinbröckchen zusammengesetzt zu erkennen.

Das Chromatin tritt in dem Kern während der ganzen Entwicklung des Eies in Form von Strängen auf, die von der chromatischen Membran zum Nucleolus hinstrahlen und sich hier zu einer den letzteren umgebenden Chromatinhülle vereinigen. Man kann wohl im allgemeinen sagen, daß die Chromatinstränge mit fortschreitender Reife stärker werden, dafür aber das durch die Anastomosierung derselben zustande kommende, anfänglich sehr feine und engmaschige Netzwerk sich mehr und mehr auflichtet und in den größeren Eiern nur noch wenige große Maschenräume aufweist. Die Chromatinstränge lassen immer sehr deutlich eine Zusammensetzung aus feinsten Mikrosomen erkennen. Wenn das Ei den Eierstock verlassen hat, und in die Schalendrüse gelangt ist, nimmt das Chromatin beträchtlich an Menge zu, so daß in dem beschalten Ei das ganze Kerninnere von einem äußerst dichten chromatischen Netzwerk und einigen größeren Chromatinklumpen erfüllt ist.

Der Nucleolus stellt zunächst einen vollkommen homogenen,

kugeligen, sich mit Eisenhaematoxylin intensiv schwarzblau färbenden Körper dar (Fig. 53—55). Seine Größenzunahme hält ungefähr gleichen Schritt mit der des Kernes, er nimmt so lange an Größe zu, bis die Dotterbildung einsetzt. Während er zunächst, wie erwähnt, keinerlei Struktur aufweist, ändert sich dieses Verhalten, sobald der Dotterkern deutlich in die Erscheinung tritt. Zu dieser Zeit treten in dem Nucleolus Vacuolen auf (Fig. 56). Bald findet man wenige, aber relativ große Vacuolen, bald zahlreiche kleine, die den ganzen Nucleolus erfüllen. Nicht selten weist der Nucleolus knospenartige Hervorragungen auf, verursacht durch das Anwachsen und die Vermehrung der Vacuolen, so daß man ihn vielleicht nicht ganz unzutreffend mit sprossenden Hefezellen vergleichen kann. In selteneren Fällen geht diese Knospenbildung so weit, daß der ganze Nucleolus zunächst Sanduhrform annimmt und sich dann in der Mitte durchschnürt (Fig. 58), so daß wir nun zwei, ungefähr gleich große vacuolisierte Nucleoli haben.

Anschließend an die Beschreibung des Kernes will ich einige Angaben über die färberischen und mikrochemischen Reaktionen der Kernbestandteile machen. Um Irrtümer zu vermeiden, bin ich bei der Untersuchung des färberischen Verhaltens der Eikerne so verfahren, daß ich zum Vergleich auf demselben Objektträger neben Schnitten durch den Nucleolus von *Pterotrachea* solche von anderen Objekten bekannter Reaktion aufgeklebt habe, so daß also alle Schnitte sämtliche Prozeduren der Färbung und Differenzierung gleichmäßig durchmachen mußten. Als Vergleichsobjekt wählte ich die Leber vom Axolotl mit ihren relativ chromatinreichen Kernen, die deutliche Nucleolen enthalten, und außerdem das Rückenmark der Katze. Bei Färbung mit dem Biondi-Gemisch erhielt ich in den Leberzellen tiefblau gefärbtes Chromatin und leuchtendrote Nucleolen. In den Rückenmarkschnitten dagegen zeigte sich die große Masse des Chromatins der Kerne der großen Vorderhornzellen oxyphil, und es ließen sich daneben nur kleine basophile Bröckchen nachweisen. Auch der große Nucleolus erwies sich zum größten Teil oxyphil, doch ließ er immer in seinem Zentrum eine nicht selten vacuolige Masse erkennen, die zwar keine sehr ausgesprochene Basophilie zeigte, sich jedoch stets in einem blauroten Ton färbte. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigten nun auch die Kerne der Eizellen von *Pterotrachea*. Bei ihnen ist das gesamte Chromatin oxyphil, färbt sich also in dem Biondi-Gemisch rot, im Sinne der sauren Komponente. Der Nucleolus erscheint in den jüngeren Entwicklungsstadien, d. h. solange er noch vollkommen homogen ist, ebenfalls rein oxyphil. Sobald die Vacuolisation einsetzt, schlägt aber die

Färbung im entgegengesetzten Sinne um, so daß wir dann in der roten Nucleolusmasse schwachblaue Vacuolen haben. Es erscheint also der Nucleolus auf diesem Stadium als rote Kugelschale, die eine ganz schwachblau gefärbte vacuolisierte Masse umschließt. Doch möchte ich noch ausdrücklich betonen, daß es sich um eine nur ganz schwach angedeutete Basophilie handelt.

Ich habe ferner im Anschluß an die Arbeit von LIST versucht, in den Kernen Eisen nachzuweisen; aber weder mittels der von diesem Autor angegebenen Methode mit Ferrocyankalium, noch mit den andern gebräuchlichen Methoden zum Nachweise von Eisen mittels gelben Schwefelammoniums ist es möglich gewesen, auch nur Spuren von Eisen in den Kernen nachzuweisen.

Nach diesem mikrochemischen Exkurs wollen wir uns wieder der weiteren Entwicklung des Eies zuwenden. Nachdem es eine Größe von etwa 80—100 μ erreicht hat, und die Dotterbildung auf ihrem Höhepunkt angelangt ist, löst sich das Ei von der Wand des Eischlauches ab und gelangt in das Lumen des letzteren. Auf diesem Stadium weist der Eikern eine besonders unregelmäßige, lappige Gestalt auf, und auch die Eier selber weichen nicht selten von der regelmäßigen, ovoiden Form erheblich ab. Nach einem eingehenden Studium meiner zahlreichen Präparate bin ich nun zu der Überzeugung gelangt, daß wir es hier, was die Form der Kerne und der Eier anlangt, keineswegs mit Kunstprodukten zu tun haben, sondern daß die unregelmäßigen Formen der Kerne sowohl wie auch der Eier auf die aktive Beweglichkeit derselben zurückzuführen sind. Daß eine solche aktive Beweglichkeit der Eier intra vitam vorhanden ist, dürfte keinem Zweifel begegnen, wenn man bedenkt, daß doch das Ei aus dem Eischlauch heraus und in den Eileiter hineingelangen muß. Für eine passive Bewegung des Eies fehlt hier jede Möglichkeit, denn wir haben in den Eischläuchen weder ein Flimmerepithel noch eine muskulöse Wandung, wie z. B. bei den Wirbeltieren. Außerdem sind die Eier im Verhältnis zum Lumen der Schläuche ziemlich groß, so daß sie sich gleichsam unter den mannigfaltigsten Formveränderungen durch die Eischläuche hindurchwinden müssen.

Während des Aufenthaltes des Eies im Eileiter konnte ich keine wesentlichen Veränderungen an demselben wahrnehmen, mit Ausnahme davon, daß die reifen Dotterkerne sich auf Kosten der unreifen erheblich vermehrt haben. Nach dem Passieren des engen und kurzen Eileiters treten die Eier in das Receptaculum seminis ein, wo die Besamung stattfindet. Das Receptaculum seminis fand ich, und deshalb

erscheint auch der Name für diesen Abschnitt des weiblichen Genitalapparates berechtigt bei allen Tieren, auch da, wo die Oogenese nicht besonders lebhaft war, stark, des öfteren sogar strotzend mit Samenfädchen angefüllt. Das Eindringen des Samenfadens in das Ei habe ich leider nur ein einziges Mal beobachten können. Diesen Fall stellt Fig. 71 dar. Das Ei hatte eine längliche Form, der Eikörper enthielt zahlreiche große reife Dotterkügelchen und war nach außen durch eine deutliche Pellicula abgeschlossen. Der große Kern war von ganz unregelmäßiger Form und umschloß einen großen vacuolisierten Nucleolus. Das Ei erschien umgeben von zahlreichen Samenfäden, von denen einige augenscheinlich den Versuch machten in das Ei einzudringen, indem sie sich senkrecht gegen die Eioberfläche gestellt hatten. Einem war der Versuch auch gelungen. Das Ei zeigte an dieser Stelle eine hügelartige Vorstülpung, in die der Samenfaden schon zum Teil mit seinem Kopf eingedrungen war. Es hat sich also ein «cône d'attraction» gebildet, wie ihn Fol zuerst an Seesterneiern beschrieben hat.

Das Pterotracheaei ist ohne Zweifel monosperm, denn ich habe in keinem einzigen der zahlreichen von mir untersuchten besamten und beschalten Eier jemals mehr als einen Samenfaden auffinden können.

Was endlich die Frage anlangt, ob der ganze Samenfaden in das Ei eindringt, oder ob der Schwanz desselben bei dem Eindringen in das Ei abgeworfen wird, so lassen meine Präparate nur eine Antwort im letzteren Sinne zu, denn man findet, wie das auch meine Fig. 69 zeigt, immer nur den stark gefärbten, ungefähr die halbe Länge des Samenfadens ausmachenden Kopf in den Eiern, niemals aber den viel schwächer färbbaren Schwanz desselben. Sobald das Ei besamt ist, tritt es aus dem Receptaculum in die später zu beschreibende Drüse ein und durchläuft ihre verschiedenen Abschnitte. Die auf diesem Wege sich abspielenden Veränderungen sollen im folgenden besprochen werden.

Bald nach der Besamung erfährt der Kern eine augenfällige Strukturänderung. Das bis dahin immer deutlich nachweisbare Kernkörperchen verschwindet. Leider war ich nur im Besitz weniger Tiere, bei denen die Eireife bis zur Eiablage vorgeschritten war, und so ist es mir nicht mit vollkommener Sicherheit gelungen, den Verbleib des Nucleolus aufzuklären. Aus den in meinen Präparaten vorgefundenen Verhältnissen scheint mir jedoch mit einiger Sicherheit so viel hervorzugehen, daß die oben beschriebenen, in dem Nucleolus sich bildenden Vacuolen platzen und dadurch auch das Kernkörperchen, das von den letzteren meist dicht erfüllt ist, zerstört wird. Die Fig. 69 zeigt solch ein

Ei mit einem Kern ohne Nucleolus, in dem man aber mehrere größere Anhäufungen von Chromatin sieht, von denen zahlreiche Chromatinstränge nach der Kernmembran ziehen. Es dürfte nun wohl berechtigt erscheinen, in den größeren Chromatinansammlungen, die in Eiern jüngerer Stadien niemals zu finden sind, die Überreste des Nucleolus, und zwar vorwiegend aus der stark tingierbaren Rindenpartie desselben stammende Teilchen zu sehen, die, wie oben gezeigt, die gleichen färberischen Reaktionen wie das Chromatin gibt.

Wenn also die eben besprochenen Bilder, die man fast in jedem Schnitt beobachten kann, dafür sprechen, daß der Nucleolus sich innerhalb des Kernes auflöst, und seine Bestandteile folglich dem Kern zugute kommen, so habe ich doch auch andererseits einen Fall beobachtet, der eine andere Deutung zuläßt. Die Fig. 64 zeigt das betreffende Ei und läßt erkennen, wie hier von der Kernoberfläche bis zu dem noch vollständig erhaltenen Nucleolus hin sich eine Einbuchtung erstreckt, die den letzteren gleichsam umfließt. Hier gewinnt man den Eindruck, als ob der Nucleolus im Begriff stände, in den Eikörper auszutreten.

An der Ei- und Kernform und in dem Bau des Eies treten nun nur noch wenig auffallende Veränderungen ein. Die Eiform wird infolge der sogleich zu besprechenden Schalenbildung allmählich eine regelmäßig ovoide; dagegen behält der Kern im allgemeinen das gleiche unregelmäßige, gelappte Aussehen. Der in das Ei eingedrungene Kopf des Samenfadens liegt, ohne daß man nachweisbare Veränderungen an ihm wahrnehmen kann, meist leicht hakenförmig gekrümmt und geschlängelt bald dicht neben dem Eikern, bald in den mehr peripheren Schichten des Eikörpers.

Bald nach dem Eindringen des Samenfadens tritt im Eikörper die erste Andeutung einer Strahlung auf (Fig. 69). Bei weitem deutlicher ist die Strahlung aber in beschalten Eiern zu beobachten (Fig. 70). Das Zentrum der Strahlung liegt dem Eikern immer dicht an. Die Strahlen sind relativ grob und wenig zahlreich und lassen sich unter allmählicher Verjüngung oft bis zur Peripherie des Eikörpers verfolgen. Zentralkörper habe ich trotz vielfachen Suchens auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht entdecken können.

Die auffälligste Veränderung, die das Ei auf seinem Wege vom Receptaculum seminis zur Vagina erfährt, ist die innerhalb der Schalendrüse erfolgende Beschalung. Die äußerst derbe Schale erreicht eine Dicke von 8 μ und zeigt einen körnigen Bau (Fig. 70 *esch*). Nach außen und gegen den Eikörper hin wird sie durch eine deutliche, verdichtete Rindenschicht abgeschlossen. Die Schale färbt sich intensiv mit sauren

Farbstoffen und nimmt im Biondi-Gemisch eine leuchtendrote Farbe an, dagegen gibt sie bei der Heidenhain-Färbung den Eisenhaematoxylinlack sehr leicht ab, viel leichter als die übrigen Bestandteile des Eies.

Nachdem die Eier beschalt sind, gelangen sie in den als Gallertdrüse bezeichneten Abschnitt der großen Drüsenmasse. Hier wird um eine Anzahl hintereinander gelegener Eier eine gemeinsame Gallerthülle abgeschieden, durch die die Eier zu langen Eischnüren vereinigt werden.

b. Der Eileiter.

Wie schon erwähnt, geht aus dem allmählichen Zusammenfluß der Eischläuche der Eileiter hervor. Derselbe stellt ein kurzes, ziemlich gerades cylindrisches Rohr dar von etwa 80—100 μ Dicke. Außen ist er, ebenso wie die Eischläuche, von einer homogenen Membrana propria überzogen, in die eine nicht geringe Zahl flacher ovoider Kerne eingelagert ist. Nach innen sitzt der Propria ein kubisches Epithel von 7—8 μ Höhe auf, dessen Zellen neben einem körnigen Protoplasma einen central gelegenen etwa 5 μ großen kugeligen Kern mit spärlichem Chromatin enthalten. Das apicale Zellende ist von feinkörnigem schwarzen Pigment erfüllt, und der freie Zellrand ist mit einem sehr dichten Besatz von etwa 5 μ langen Flimmerhaaren versehen (Fig. 71 *ovd*).

c. Das Receptaculum seminis.

Der Eileiter geht, wie schon beschrieben, derart in das beträchtlich weitere Receptaculum seminis über, daß sein Ende in den Anfang des letzteren invaginiert ist (Fig. 71). Das Receptaculum ist außen von einer etwa 10 μ dicken Bindegewebsschicht umgeben. Das dieser nach innen aufsitzende Epithel legt sich in zahlreiche, unregelmäßig in das Lumen vorspringende Längsfalten, in die sich von der Basis her niedrige Proprialeisten einschieben. Das Epithel besteht auf der Höhe der Falten aus äußerst schmalen, 40—50 μ hohen Zellen, während die Zellen in den Tälern zwischen den Falten nur etwa 10 μ hoch sind. Die Zellen enthalten neben einem körnigen Protoplasma einen schwer sichtbaren, zentral gelegenen länglichen Kern. Außerdem findet man sowohl in den hohen als auch in den niedrigen Zellen ein feinkörniges schwarzes Pigment. Am dichtesten liegt das Pigment am apicalen Zellende, so daß das Lumen des Receptaculums von einem schwarzen Saume umrahmt erscheint, während es an der Zellbasis viel weniger dicht liegt. Man findet die Pigmentkörnchen aber nicht nur im Innern der Zellen, sondern auch außerhalb derselben zwischen den Flimmerhaaren und

im Lumen des Receptaculums. Ebenso wie im Eileiter ist auch hier das apicale Ende der Epithelzellen mit einem dichten Flimmersaum besetzt. Was nun die Bedeutung des Pigments in den Zellen anlangt, so wird dasselbe wohl zweifellos zur Ernährung der Samenfäden während ihres längeren oder kürzeren Aufenthaltes in dem Receptaculum dienen, denn man findet die Samenfäden in ihrer überwiegenden Mehrzahl mit den Köpfen nach dem Pigmentepithel hinschauend und sogar meist in Kontakt mit ihm, indem sie sich mit den Spitzen der Köpfe zwischen die Flimmerhaare zwängen. Es dürfte sich hier zweifellos um ein Analogon des Pigments des Samenleiterepithels handeln, für das wir ja auch eine nutritive Funktion angenommen hatten.

d. Der Uterus.

Wie ich schon bei der Darstellung der topographischen Verhältnisse der weiblichen Geschlechtsorgane beschrieben habe, geht das Receptaculum seminis in den Uterus über (Textfig. 25), und zwar erfolgt der Übergang mit einer plötzlichen Änderung des Epithels. Während wir dort ein reichlich pigmentiertes Epithel hatten, fehlt im Uterus das Pigment vollkommen. Er wird von einem einfachen cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet, zwischen dessen Zellen zahlreiche Becherzellen eingestreut sind. Die Becherzellen weisen die schon bei anderer Gelegenheit beschriebenen Formen auf und geben auch dieselben färberischen Reaktionen wie jene, so daß es wohl ohne weiteres sicher erscheint, daß wir es auch hier mit typischen Schleimzellen zu tun haben. Nach außen von dem Epithel findet sich auch hier eine bindegewebige Propria, die aber wesentlich dünner ist als die des Receptaculums.

e. Die Vagina.

In der Vagina finden wir zunächst ganz ähnliche Verhältnisse wie im Uterus, so daß die Trennung beider nur in topographischer Hinsicht berechtigt ist, indem nämlich jener den intranucleären, diese aber den extranucleären Geschlechtsorganen zugehört. Der einzige histologische Unterschied ist der, daß in der Vagina die Propria eine äußerst zarte Membran darstellt, ähnlich der, der das Körperepithel aufsitzt, während die Propria des Uterus beträchtlich dicker und derber ist. Zunächst ist das die Vagina auskleidende Epithel noch cylindrisch und enthält zahlreiche Becherzellen, allmählich aber wird es niedriger, kubisch. Der Flimmerbesatz ist in der gesamten Vagina nachzuweisen und verliert sich erst an der äußeren weiblichen Geschlechtsöffnung, wo das niedrige kubische Flimmerepithel in das Körperepithel übergeht. Mit der Höhen-

abnahme des Epithels in der Vagina werden auch die Becherzellen spärlicher. An die Membrana propria setzen außen zahlreiche Muskelbündelchen an, die bei ihrer Kontraktion eine Erweiterung der Vagina bewirken, was wohl für die Eiablage von Bedeutung sein dürfte.

f. Die Schalen- und Gallertdrüse.

Was nun endlich die mit dem Uterus in Verbindung stehende Drüse anlangt, so kann man ihrer Struktur nach an ihr deutlich zwei Abschnitte unterscheiden, von denen ich den ersten als Schalen-, den zweiten als Gallertdrüse bezeichnen möchte. Beide, Schalen- und Gallertdrüse, stellen zusammen einen kompliziert gebauten Körper dar, über dessen Gestalt es sehr schwer ist, ins klare zu kommen, da auch eine Rekonstruktion auf große Schwierigkeiten stößt wegen der nicht scharf voneinander abgegrenzten Teile der Drüsenmasse.

Leuckart beschreibt sie als ein spiralig gewundenes Gebilde mit Querlamellen. Wenn es nun auch, wie gesagt, schwer ist, ein vollkommen klares Bild von der Konfiguration der Drüse zu erhalten, so kann ich doch so viel sagen, daß die Leuckartsche Beschreibung und Abbildung keineswegs den wirklichen Verhältnissen entspricht.

Zunächst wird der Uterus von der Drüsenmasse halskrausenartig umgeben, und beide, d. h. Uterus und Drüse, kommunizieren durch zwei Öffnungen, so daß die Eier durch die eine in die Drüse ein-, durch die andere wieder in den Uterus zurücktreten können. Mit dem vorher gewählten Bild der, allerdings stark einseitig entwickelten, Halskrause glaube ich am besten eine richtige Vorstellung von der Gestalt der Drüsenmasse geben zu können. Man erhält auf einem Schnitt durch die Drüse nach dem Uterus mehr weniger hinstrahlende flache Taschen, die entweder vollkommen abgeschlossen sind, oder ineinander übergehen, je nach der Schnittrichtung (Textfig. 25 *dr*).

Die ganze Drüse ist mit einem 8—10 μ hohen kubischen Flimmerepithel ausgekleidet (Fig. 72), dessen Zellen mit feinen Pigmentkörnchen vollgepfropft sind, so daß der zentral gelegene, kugelige Kern schwer sichtbar ist. Dieser Epithelbelag erstreckt sich durch sämtliche Buchten und Taschen der Drüse, ohne daß man eine Unterbrechung in demselben entdecken könnte. Das apicale Zellende trägt einen dichten, aus 7—8 μ langen Wimperhaaren bestehenden Besatz (Fig. 72).

Nach außen sitzen diesem Epithel handschuh-fingerförmige, relativ kurze, zottenartige am Ende blind geschlossene, etwa 100—160 μ lange Schläuche auf, die so dicht stehen, daß sie sich gegenseitig eng berühren. Außen sind diese Schläuche von einer äußerst zarten homogenen Mem-

brana propria überzogen, der nach innen das secernierende Epithel aufsitzt, dessen Zellen sich um ein nur 8—10 μ weites cylindrisches Lumen gruppieren. Das Epithel (Fig. 73) besteht aus niedrig cylindrischen, etwa 20—25 μ hohen Zellen, die nur an dem blinden Ende der Schläuche eine bedeutendere Größe erreichen, indem hier das apicale Ende der Zellen oft lang ausgezogen ist, so daß die Zellen eine Kegelform annehmen. Auf Querschnitten durch die Drüsenschläuche zählt man durchschnittlich 6—8 Zellen.

Die die Drüsenschläuche der Schalendrüse auskleidenden Epithelzellen (Fig.73) enthalten neben einem vacuolisierten Protoplasma, das sich in dem BIONDI-Gemisch, wie das ja für die meisten Zellarten die Regel ist, intensiv rot färbt, einen 8—12 μ großen kugeligen, meist zentral gelegenen, seltener dem freien Zellende genäherten Kern. Derselbe besitzt eine deutliche chromatische Membran, von der zahlreiche, sich zu einem äußerst dichten Chromatinnetz verflechtende Chromatinstränge zentralwärts ziehen. Das Chromatin färbt sich in dem BIONDIschen Farbgemisch intensiv blaugrün, so daß sich der Kern stets deutlich von dem Zellkörper abhebt. Im Innern des Kernes findet man dann außerdem noch zwei 3—6 μ große oxyphile, also in BIONDI-Präparaten rot gefärbte Nucleoli. Das Secret der in Rede stehenden Zellen endlich tritt stets zuerst in unmittelbarer Nähe des Kernes auf, in einer den letzteren mantelartig umgebenden Zone, in Form kleiner kugeliger, sich in dem BIONDI-Gemisch intensiv rot färbender Granula. Die Secretbildung geht dann auch auf die übrigen Teile der Zelle über, so daß man oft strotzend mit Secretkörnchen gefüllte Zellen antrifft. Am apicalen Ende sind die Zellen offen, und von hier aus tritt das Secret in das Lumen des Schlauches aus. Man sieht den Austritt der Granula besonders schön an den kegelförmigen Zellen im Grunde der Schläuche (Fig. 73), aus denen die Granula in dichtem Strom gleichsam herausfließen. Aber bald verschmelzen die Granula zu einer fädigen Masse, die das ganze Lumen des Schlauches erfüllt (Fig. 73 *s*). Besonders interessant ist nun der Austritt des Secretes aus den Drüsenschläuchen in die taschenartigen Ausführwege der Drüse. Es sind hier nämlich keine direkten Verbindungen zwischen beiden vorhanden, sondern das Secret muß durch die Epithelzellen der Taschen hindurchtreten, um in das Lumen der Taschen zu gelangen. Anscheinend nehmen die Epithelzellen das Secret aktiv aus den Schläuchen auf und stoßen es in die Taschen ab. Jedenfalls kann man den Durchtritt des Secrets durch die Epithelzellen unschwer beobachten (Fig. 73).

Was nun die Gallertdrüse anbetrifft, so gleicht dieselbe in

ihren gröberen Bauverhältnissen, wie schon oben dargestellt, vollkommen der Schalendrüse. Dagegen treten aber bei der histologischen Untersuchung mancherlei wichtige Unterschiede zutage. Der dünnen Membrana propria der Drüsenschläuche sitzt nach innen ein aus ca. 20 μ hohen kubischen Zellen bestehendes secernierendes Epithel auf. Die Zellen (Fig. 74) enthalten ein deutlich vacuolisiertes Protoplasma. Das Protoplasma erscheint im Gegensatz zu dem der Secretzellen der Schalendrüse scheinbar basophil, in Biondi-Präparaten also blau gefärbt. Diese scheinbare Basophilie des Protoplasmas beruht auf einer Durchtränkung desselben mit dem basophilen Secret. Daß dem so ist, beweist eine kleine Zone deutlich acidophilen Protoplasmas, von der der Kern stets umgeben ist. Der Kern ist relativ klein und liegt in einer basalen Ecke der Zelle, er besitzt eine kugelige oder ovoide Gestalt und einen Durchmesser von 6—8 μ, ist also erheblich kleiner als derjenige der Zellen der Schalendrüse. Er weist ein ziemlich grobmaschiges, basophiles Chromatinnetz und einen oxyphilen 1—1,5 μ großen Nucleolus auf.

Der Kern ist immer von einer meist ganz dünnen Zone, sich in Biondi-Präparaten deutlich rot färbenden, also acidophilen Protoplasmas umgeben (Fig. 74). Das letztere ist so dicht, daß es den Kern nicht selten vollkommen verdeckt, und der Eindruck erweckt wird, als ob es sich um total oxyphile Kerne handelte.

Bei Tieren, bei denen die Oogenese in lebhaftem Gange ist, findet man nun auch diese Zellen mehr oder weniger mit Secretkörnchen angefüllt. Dieselben sind aber kleiner wie die der Schalendrüse, von kugeliger Gestalt und färben sich in dem Biondi-Gemisch leuchtend blaugrün. Die Ausstoßung des Secrets erfolgt auf dieselbe Weise wie in der Schalendrüse, nur wäre hervorzuheben, daß die Secretkörnchen, wenn sie in das Lumen des Drüsenschlauches gelangt sind, nicht so schnell zerfließen wie in der Schalendrüse, so daß das Secret hier länger eine mehr körnige Beschaffenheit behält (Fig. 74 *s*). Auch der Durchtritt des Secrets durch die Epithelzellen der Taschen erfolgt in derselben Weise wie in der Schalendrüse, nur läßt sich derselbe hier, besonders in Biondi-Präparaten, noch viel besser beobachten, da das blaue Secret sich vorzüglich von dem rot gefärbten Protoplasma der Epithelzellen der Drüsentaschen abhebt, besonders, wenn die Zellen nur wenig Pigment enthalten, wie das auch die Fig. 74 deutlich erkennen läßt.

Um noch einmal auf die auffallende und von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Basophilie des Protoplasmas der Secretzellen der Gallertdrüse zurückzukommen, so stellt dieselbe unzweifelhaft ein

Analogon zu derjenigen der Schleimzellen dar, so daß man auch für unsere Zellen annehmen muß, daß das äußerst fein verteilte Protoplasma von dem reichlich vorhandenen stark basophilen Secret gewissermaßen durchtränkt ist. Daß das Protoplasma ursprünglich das gewöhnliche Verhalten zeigt, also oxyphil ist, beweist auch die den Kern umgebende, sogar stark oxyphile Zone unveränderten Protoplasmas.

Nach dieser Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates wollen wir zum Schluß noch das Ei auf seinem Wege vom Ovar zur äußeren Geschlechtsöffnung begleiten. Nachdem sich das Ei von der Membrana propria des Eischlauches losgelöst hat, gelangt es, und zwar, wie früher ausgeführt, jedenfalls durch aktive Bewegungen in den Eileiter. In der Folge wird das Ei nun durch die Flimmerung der Ausführwege und der großen Drüsentaschen weitergetrieben. Es gelangt zuerst in den kurzen, ziemlich geraden Eileiter, tritt dann in das beträchtlich längere, vielfach gewundene Receptaculum seminis ein und wird hier besamt. Aus dem Receptaculum gleitet es in den Uterus und tritt durch die Eingangsöffnung in die Schalendrüse ein, wo es sich mit einer Schale umgibt. Man kann an vielen Stellen erkennen, wie sich die Eier dicht an das Flimmerepithel der Drüsentaschen anlegen und von hier aus Secretzüge nach dem Ei hinströmen, um dasselbe herumfließen und so die Schale bilden. Das Ei läuft darauf durch die Drüsentaschen hindurch und gelangt in das Gebiet der Gallertdrüse. Hier reihen sich die Eier zu vielen hintereinander und werden durch die von den Secretzellen der Drüsenschläuche abgesonderte Gallertmasse zu den bekannten gallertigen Eischnüren vereinigt. Die letzteren treten dann durch die unweit der Eintrittsöffnung gelegene Austrittsöffnung aus der Schalen- und Gallertdrüse wieder aus und in den Uterus zurück und gelangen durch den letzteren hindurch in die Vagina, von der aus die Ablage erfolgt.

X. Kapitel: Nucleus.

Im Anschluß an die in den vorhergehenden Abschnitten erfolgte Beschreibung der in den Nucleus eingeschlossenen Organe will ich nun noch eine Darstellung des Nucleus selbst geben. Der Nucleus besitzt eine ungefähr birnenförmige Gestalt, seine Längsachse steht ungefähr senkrecht zu der des Körpers, und sein zugespitztes dorsales Ende ragt an der Dorsalseite des Tieres heraus. Sein größter Durchmesser beträgt bei Tieren von 8—10 cm Länge ungefähr 5—7 mm, bei einer Dicke von 2—3 mm. Außen ist der Nucleus von einer 10 bis 12 μ dicken Bindegewebsschicht bekleidet, die eine mehr oder weniger

deutliche konzentrische Schichtung erkennen läßt, und die sich mit sauren Farbstoffen intensiv färbt. Diese dünnen konzentrisch geschichteten Lamellen, die die bekannten NEWTONschen Interferenzfarben dünner Blättchen zeigen, bedingen das metallisch glänzende, irisierende Aussehen des Nucleus. Die Mantelschicht des Nucleus ist von zahlreichen, kreisrunden ca. 30—40 μ weiten, schon dem unbewaffneten Auge als feine Pünktchen sichtbaren Poren durchsetzt, die für die Circulation des Blutes von Bedeutung sind. Nach innen zu von der Bindegewebsschicht liegen in unregelmäßiger Verteilung zahlreiche Bindegewebszellen von recht verschiedener Gestalt. Oft sind die letzteren mit längeren oder kürzeren Ausläufern versehen, die sich nicht selten zwischen die Bestandteile der in den Nucleus eingeschlossenen Organe erstrecken, so daß es leicht den Eindruck hervorrufen kann, als ob die Zellen zu jenen Organen gehörten, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist, wie ich das oben bei der Besprechung der Hodenkanälchen schon des näheren ausgeführt habe. Was endlich das dunkle Aussehen des Nucleus anbetrifft, so rührt dasselbe keinesfalls etwa von in die Nucleuswand eingelagertem Pigment her, sondern von den reichlich pigmenthaltigen Leber- und Darmzellen und von den ebenfalls in reichlicher Menge vorhandenen pigmentführenden Zellen der intranucleären Teile der Geschlechtsorgane.

XI. Kapitel: Das Excretionsorgan.

Auch die Niere von *Pterotrachea* ist schon des öfteren, so von LEUCKART, GEGENBAUR, JOLIET, KOLLMANN und von RYWOSCH beschrieben worden, da aber die Darstellungen jener Autoren nur die allgemeinsten anatomischen Verhältnisse berücksichtigen, so will ich in den folgenden Zeilen eine eingehende Schilderung des Excretionsorganes unseres Tieres geben. Dasselbe liegt zwischen der rostralen Nucleuswand und dem Vorhof des Herzens, es reicht dorsalwärts bis an die Kiemenbasis, während es sich ventralwärts bis zu dem kleineren der beiden Intestinalganglien erstreckt. Um mir eine genaue Vorstellung von den Form- und den gröberen Bauverhältnissen der Niere machen zu können, habe ich, da dies bei der Kleinheit des Organes auf andere Weise nicht möglich war, nach dem BORNschen Rekonstruktionsverfahren ein Wachsmodell von der Niere angefertigt. Die Fig. 75 u. 76 geben das Modell der Niere wieder. Man ersieht aus diesen Figuren, daß wir an der Niere zwei differente Teile unterscheiden müssen, den Nierensack und die Masse der Nierenkanälchen. Beide zusammen bilden, wie Fig. 75 sehr gut demonstriert, von dorsalwärts her gesehen,

ein hufeisenartiges Gebilde, das die rostrale Circumferenz des Nucleus schalenartig umfaßt. Wir müssen also in die Concavität des Modells den Nucleus hineindenken. In Fig. 76 erscheint das Modell geöffnet, so daß man Nierensack (*ns*) und Nierenkanälchen (*nk*), sowie die Einmündungen der letzteren in die ersteren gut überblicken kann. Diese Abbildungen werden den Leser über Bau und Gestalt der Niere besser unterrichten als eine weitläufige Beschreibung.

Von ausschlaggebender Bedeutung ist nun das Verhalten der Niere zu der Leibeshöhle und zu dem Pericardialsack. Die Niere (Fig. 2 *n*) liegt vollständig in der Leibeshöhle, es werden also die Nierenkanälchen allseitig von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült. Der Nierensack grenzt nach links rostral und ventral zu an das Pericard bzw. an den Vorhof. Von verschiedenen Autoren, so von Gegenbaur, Joliet und Kollmann ist ähnlich wie bei Pteropoden eine Kommunikationsöffnung zwischen dem ventralen Ende des Nierensackes und dem Pericard beschrieben worden, und Joliet ist es auch, allerdings erst bei Anwendung stärkeren Druckes, gelungen, vom Pericard aus den Nierensack zu injizieren. Auch ich konnte diese Öffnung in meinen Schnittserien erkennen. Sie ist außerordentlich eng und, was für ihre Funktion von Bedeutung ist, von einer relativ starken Muskulatur umgeben (Fig. 2 *i.np*).

Wir wenden uns nun zunächst zur näheren Beschreibung des Nierensackes. Über seine Lage ist schon das Nötige gesagt. Die äußere Harnöffnung liegt als ein kreisrundes etwa 1 mm weites Loch auf der rechten Körperseite, etwas rostralwärts von der Vaginalöffnung bzw. von dem Anfang der Wimperrinne. Ihr Rand erscheint durch einen eingelagerten Ringmuskel wulstig verdickt. Die schon erwähnte Kommunikationsöffnung mit dem Pericard liegt am ventralen Ende des hier etwas zipfelartig ausgezogenen Nierensackes und ist ebenfalls von einer starken Muskulatur umgeben.

Die Grundlage des Nierensackes bildet eine homogene Membrana propria. Ihr liegt nach außen ein weitmaschiges Muskelnetz auf, dessen Fasern einerseits nach der äußeren Harnöffnung, andererseits nach der Pericardialöffnung zu radiär hinstrahlen und in die Sphincteren dieser Öffnungen übergehen. Es kann die Muskulatur so einmal zur Austreibung des Harnes dienen, indem sie den Sack bei ihrer Kontraktion zusammendrückt und außerdem zur Öffnung bzw. zum Verschluß der beiden Nierenpori. Nach innen zu liegt der Membrana propria ein niedriges kubisches Epithel auf, das die Auskleidung des Nierensackes bildet. Die Zellen sind meistens so flach, daß ihre apicale

Begrenzung von dem kugeligen Kern in das Sacklumen vorgebuchtet wird.

Die caudale Wand des Nierensackes weist zahlreiche, ich zählte etwa 50, blind geschlossene Ausstülpungen, die Harnkanälchen, auf. Die letzteren sind anfänglich relativ weit, verengern sich aber, indem sie sich mehrmals dichotomisch verzweigen, gegen das blinde Ende hin nicht unbeträchtlich. Die Harnkanälchen anastomosieren miteinander und bilden ein ziemlich dichtes Netzwerk. Sie sind deutlich in zwei, ungefähr gleich starke Gruppen, eine rechte und eine linke, angeordnet. Diese auffallende Anordnung der Harnkanälchen ist systematisch von Wichtigkeit, indem sie ebenso wie die Kiemenbildung, wie das weiter unten ausgeführt werden soll, es erforderlich erscheinen läßt, die Heteropoden zwischen die Diotocardier mit zwei vollkommen getrennten Nieren und die Monotocardier mit nur einer Niere zu stellen, denn hier haben wir zwei deutlich gesonderte harnbereitende Abschnitte, die beide ihr Excret in einen gemeinsamen Sammelapparat, den nur in der Einzahl vorhandenen Nierensack, ergießen.

Der Bau der Harnkanälchen ist relativ einfach (Fig. 77). Sie sind außen von einer im ungefärbten Präparat glashellen, sehr schwer färbbaren, aber immer sehr deutlichen etwa 5 μ dicken Membrana propria (*m.p*) bekleidet, der nach innen das eigentliche excretorische Epithel aufsitzt. Das letztere (*n.ep*) besteht aus einer einzigen Schicht kubischer 8 μ hoher Zellen, die außer einem feinkörnigen, häufig vacuolisierten Protoplasma einen ca. 5 μ großen kugeligen, zentral gelegenen Kern enthalten. Das Chromatin ist in der Hauptsache auf die peripheren Teile des Kernes beschränkt, von wo aus sich nur kurze, feine Stränge in das Kerninnere erstrecken. Ein Kernkörperchen habe ich nur in den seltensten Fällen nachweisen können. Ist ein solches vorhanden, so ist es von äußerster Kleinheit und besitzt eine kugelige Gestalt. Aus dem apicalen Ende der Zellen ragt, aber nur in sehr gut fixierten Präparaten, eine 7—8 μ lange Geißel (Fig. 77 *g*) hervor.

Was nun die Funktion der Niere anlangt, so habe ich dieselbe leider nicht an lebenden Tieren beobachten können, glaube aber, daß die Vorstellung, die ich mir an der Hand der genau studierten Organisationsverhältnisse der Niere davon gewonnen habe, auch mit den wirklichen Verhältnissen übereinstimmt. Die Harnaufnahme in die Niere erfolgt offenbar durch die Wand der Harnkanälchen, die von dem venösen Blute der Leibeshöhle direkt umspült werden. Nachdem dann der Harn aus den Nierenkanälchen in den Nierensack entleert worden ist, wird von außen, also durch die äußere Harnöffnung, Seewasser in die

Niere aufgenommen, der Harn darin gelöst oder suspendiert, und indem sich die den Nierensack netzartig umspinnenden Muskelfasern kontrahieren, mit dem aufgenommenen Seewasser nach außen befördert. Keinesfalls glaube ich aber, daß die Harnabscheidung derart vor sich geht, wie man aus einigen Beschreibungen früherer Autoren, besonders der von JOLIET, herauslesen muß, daß durch die Kommunikationsöffnung zwischen Nierensack und Pericard venöses Blut in die Niere einströmt, hier der Harn von den Nierenzellen abgeschieden wird, sodann das Blut wieder in das Pericard zurück, und der Harn nach außen entleert wurde. Wir hätten in diesem Falle nämlich eine doppelte Schwierigkeit, einmal wäre bei der große Substanzlücken aufweisenden Pericardialwand eine Aufnahme des venösen Blutes aus der Leibeshöhle in die Niere ausschließlich durch den inneren Nierenporus unmöglich, und zweitens wäre es doch kaum denkbar, daß bei der Kontraktion des Nierensackes das Blut gerade immer in das Pericard, der Harn dagegen nach außen fließen sollte.

XII. Kapitel: Die Respirationsorgane.

Als Respirationsorgane fungieren in erster Linie die Kiemen. Dieselben liegen an der linken Körperseite unmittelbar neben dem Nucleus (Fig. 1 *k*). Sie sind in zwei Gruppen angeordnet, von denen die ursprünglich rechte, aber etwas nach links verlagerte und mehr dorsal gelegene aus sechs bis acht kleineren, die linke, ventral von der ersteren liegende aus ca. zehn längeren Kiemen besteht. Die einzelnen Kiemen stellen Ausstülpungen der Leibeswand bzw. der Leibeshöhle dar. Ihre Gestalt wird besser als durch eine Beschreibung aus den Fig. 78 u. 79 klar werden, von denen Fig. 78 eine Ansicht der Kiemen von außen, und die Fig. 79 einen Längsschnitt durch dieselben darstellen. Diese Figuren, die nach einem von mir nach dem BORNschen Rekonstruktionsverfahren hergestellten Wachsmodell einer Kieme angefertigt worden sind, zeigen uns, daß jede Kieme einen länglichen, an dem distalen Ende etwas zugespitzten Körper darstellt, der von außen betrachtet beiderseits taschenartige Einbuchtungen aufweist, und zwar sind dieselben so angeordnet, daß sich dieTaschen der einen Seite zwischen denen der andern öffnen. Seitlich ragt der Grund der Taschen frei hervor, vorn und hinten fließen die Taschen zusammen und bilden so zwei, eine vordere und eine hintere Längsrippe. Die Taschenwandungen sind nun aber nicht massiv, sondern sind Doppelwände, die einen schmalen Hohlgang zwischen sich lassen (Fig. 80), der mit der Leibeshöhle an der Kiemenbasis zwei Verbindungen hat, so daß das venöse Blut auf

der einen Seite in den Spaltraum ein-, auf der anderen aus ihm aus- und in die Leibeshöhle zurücktreten kann. Diese Taschenbildung hat ohne Zweifel nur den Zweck, eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche herbeizuführen. Dem in den Taschen selbst befindlichen und durch die Kiemenbewegung fortwährend gewechselten Seewasser bietet sich so reichliche Gelegenheit, durch die Taschenwandung hindurch seinen Sauerstoff an das venöse Blut abzugeben.

Die Kiemen stellen, wie schon erwähnt, Ausstülpungen der Leibeswand dar. Sie sind außen ebenso wie jene von einem niedrigen Plattenepithel bekleidet (Fig. 81 *ep*), zwischen dessen Zellen vereinzelt Becherzellen eingestreut sind. Dieses Epithel erstreckt sich über die gesamte Oberfläche der Kiemen. Der einzige Unterschied gegen das Körperepithel ist der, daß die Interzellularräume zwischen den Zellen noch bedeutend größer sind wie dort. Von einem Flimmerepithel, wie es nach GEGENBAUR die Kiemen bedecken soll, konnte ich niemals eine Spur entdecken. Nach innen zu folgt ebenso wie auf das Körperepithel eine dünne, sich aber stets scharf abhebende homogene Membrana propria. Beide, äußeres Epithel und Membrana propria bilden zusammen die Kiemenwand, die, wie Fig. 81 zeigt, von äußerster Zartheit ist. Diese Figur zeigt uns ferner, daß sich durch den Kiemenspaltraum zahlreiche verästelte Zellen (*mz*) von einer Wand zur anderen ausspannen, die einen außerordentlich charakteristischen Bestandteil der Kiemen bilden. Sie liegen in weiteren oder engeren Zwischenräumen und gehen immer von einer Wand des Spaltraumes zur anderen, diesen quer durchsetzend. Der Körper ist cylindrisch und spaltet sich an beiden Enden in mehrere feinste Fäden auf, die sich an der Membrana propria anheften. Jede Zelle enthält einen kugeligen oder ovoiden Kern. Obgleich ich nun niemals irgend welche fibrillären Differenzierungen im Leibe dieser Zellen habe nachweisen können, so möchte ich sie doch als kontraktile Elemente ansprechen. Von GEGENBAUR ist ausdrücklich auf die Kontraktilität der Kiemen intra vitam hingewiesen worden, und es können meines Erachtens andere Elemente der Kiemen für diese Eigenschaft nicht in Betracht kommen. Bei ihrer Zusammenziehung werden diese Zellen einmal, wenn auch nur in beschränktem Maße, eine Bewegung der Kiemen hervorrufen. Viel wichtiger dürfte aber für den Atmungsprozeß die Verengerung des Kiemenspaltraums selbst sein, die auch durch die Kontraktion der in Rede stehenden Zellen bewirkt wird, denn aus ihr resultiert einmal eine Erweiterung bzw. Verengerung der Kiementaschen und damit ein Wasserwechsel in den letzteren, sowie zweitens eine Fortbewegung des den Kiemenspaltraum

erfüllenden venösen Blutes. Außer diesen kontraktilen Zellen findet man nun aber im Kiemenspaltraum noch in wechselnder Zahl Zellen, von kugeliger oder ovoider Gestalt (Fig. 81 *bk*), die bald der Membrana propria dicht anliegen, bald frei im Lumen sich vorfinden. Sie haben einen Durchmesser von etwa 8 μ und enthalten neben einem körnigen, sich mit sauren Farbstoffen äußerst intensiv färbenden Protoplasma einen 3—5 μ großen, kugeligen, meist exzentrisch gelegenen Kern. Das Chromatin des Kernes ist netzförmig angeordnet und ausgesprochen basophil, färbt sich also in dem Biondi-Gemisch blaugrün. Außer dem Chromatinnetz findet man in dem Kern häufig einen oder zwei kleine, kugelige, acidophile, sich also in Biondi-Präparaten rot färbende Nucleoli.

Was nun die Natur dieser eben beschriebenen Zellen anlangt, so halte ich sie für Blutkörperchen. Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß diese Zellen eine außerordentlich wechselnde Form zeigen und daß sie sehr häufig Fortsätze, Ausläufer, erkennen lassen, was es wahrscheinlich macht, daß ihnen intra vitam amöboide Eigenschaften zukommen. Für die Blutkörperchennatur der Zellen spricht ferner ihre äußerst wechselnde Zahl in den Kiemen. In dem einen Präparat findet man nur einige wenige, der Membrana propria dicht anliegende Zellen, während in anderen wieder das ganze Lumen des Kiemenspaltraumes oft strotzend gefüllt erscheint. Daß es sich hier um einfache Bindegewebszellen handeln sollte, erscheint ausgeschlossen, denn man findet sie wie gesagt oft frei im Lumen des Spaltraumes (Fig. 81 *bk*).

Ebenso wie der Bau der Niere ist auch der der Kiemen von Bedeutung für die systematische Stellung der Heteropoden. Während wir bei den Monotocardiern stets einfach gefiederte Kiemen finden, also solche, bei denen die Kiemenblättchen nur einseitig an einer gemeinsamen Achse sitzen, haben wir bei den Diotocardiern doppelt gefiederte Kiemen, d. h. solche, bei denen die Kiemenblättchen in zwei symmetrischen Gruppen, einer rechten und einer linken, an einer gemeinsamen Mittellamelle befestigt sind. Bei den Heteropoden, die, was die Organisation des Herzens anlangt, ausgesprochene Monotocardier sind, haben wir eine von jenen beiden eben beschriebenen Anordnungen der Kiemenblättchen abweichende Stellung der letzteren. Dieselbe läßt sich am besten aus den zweizeilig gefiederten Kiemen der Diotocardier ableiten. Wenn man sich nämlich vorstellt, daß die gemeinsame Mittellamelle, an der die einzelnen Kiemenblättchen befestigt sind, atrophiert, und ferner, dass gleichzeitig immer ein rechtes Kiemenblättchen mit dem entsprechenden linken verschmilzt, so hat man die

Verhältnisse, wie sie sich bei den Heteropoden finden. Wir haben also in dem Bau der Kiemen einen weiteren Grund für die Stellung der Heteropoden zwischen Diotocardiern und Monotocardiern.

An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, daß die Atmung aber keinesfalls auf die relativ kleinen Kiemen beschränkt ist, sondern daß höchstwahrscheinlich das gesamte Oberflächenepithel mit seinen mehr weniger großen Interzellularlücken zwischen den Epithelzellen eine wichtige Ergänzung der eigentlichen Atmungsorgane, der Kiemen, darstellt, indem die Interzellularen eine lebhafte Sauerstoffabgabe des umgebenden Mediums an das Blut des Tieres gestatten.

XIII. Kapitel: Das Circulationssystem.

Was das Circulationssystem anbetrifft, so kann ich den Beschreibungen LEUCKARTS und GEGENBAURS wenig Neues hinzufügen, da ich leider kein lebendes Material für ausgedehnte Injektionsversuche zur Verfügung hatte. Das Zentrum des Circulationssystems stellt das von einem dünnwandigen Pericard umgebene Herz dar, das dicht vor der Niere und dem Nucleus gelegen ist. An dem Herzen unterscheidet man eine große dorsale Vorkammer (Fig. 2 *v.k*) und eine beträchtlich kleinere Kammer (Fig. 2 *v*). Zwischen Vorkammer und Kammer und ebenso zwischen dieser und der aus ihr entspringenden Aorta ist ein aus zwei Klappen bestehender Schließapparat eingeschaltet, der den Rücktritt des Blutes aus der Kammer in die Vorkammer, bzw. aus der Aorta in die Kammer verhindert. Von dem ventralen Ende der Aorta nimmt mit einer bulbusartigen Erweiterung die große Aorta (*ao*) ihren Ursprung, um sich bald darauf in zwei Äste zu teilen, einen kurzen für den Nucleus, der sich zwischen den Leberacini und den intranucleären Teilen der Geschlechtsorgane reichlich verzweigt, und einen äußerst langen, der den ganzen Körper des Tieres durchzieht, die große Körperarterie. Die letztere läßt sich bis in die Buccalmasse verfolgen, wo sie mit einer kreisrunden Öffnung in die Leibeshöhle mündet. In ihrem Verlaufe gibt die große Körperarterie mehrere Seitenäste ab. Ungefähr über der Mitte der Bauchflosse entspringt aus ihr ein starkes Gefäß, das sich sogleich ventralwärts wendet und in die Bauchflosse eintritt. In der Bauchflosse spaltet es sich in zwei, parallel mit dem vorderen und hinteren Rand der Bauchflosse verlaufenden Gefäße, die in der Mitte der ventralen Circumferenz der Bauchflosse ineinander übergehen, und die so eine, die ganze Bauchflosse umziehende, Schlinge bilden, wie ich das auch auf der Textfig. 26 (*rgf*) dargestellt habe. Von diesem Randgefäß gehen nun sowohl peripher als auch zentralwärts zahlreiche

Seitenzweige ab. Während die nach außen ziehenden Seitenäste nur kurz sind und sich nur wenige Male dichotomisch verzweigen und nur an einzelnen Stellen miteinander anastomosieren, durchsetzen die inneren Seitenäste des Randgefäßes die ganze Bauchflosse bis zu ihrer Wurzel, verzweigen sich äußerst reichlich und bilden zahlreiche Anastomosen miteinander, so daß in der Bauchflosse ein dichtes Gefäßnetz zustande kommt, dessen Maschen im Durchschnitt 0,25—0,75 mm Durchmesser besitzen.

Gleich nach seinem Ursprung aus der Körperarterie gibt das Bauchflossengefäß einen starken Zweig ab, der in geradem Verlaufe caudal-



Textfig. 26. Vergr. etwa 7 : 1.
Gefäßnetz der Bauchflosse. Gezeichnet nach einem mit Berliner Blau injizierten Präparat. *rgf*, Randgefäß.

wärts unter dem Nucleus hindurchzieht, in die Schwanzflosse eintritt, diese ihrer ganzen Länge nach durchsetzt und schließlich in dem Schwanzfaden sein Ende erreicht, ohne daß er in seinem ganzen Verlaufe einen Seitenast abgegeben hätte.

Ungefähr in der Mitte zwischen der Bauchflossenwurzel und dem Nucleus entspringt bei den männlichen Tieren aus der Körperarterie ein kurzes Gefäß, daß in direktem Verlaufe zu dem Kopulationsorgan zieht und sich bei seinem Eintritt in dieses in drei Äste spaltet, einen für den Penis, einen zweiten für das Kopulationshilfsorgan und einen dritten für den Drüsenabschnitt. Die beiden erstgenannten liegen in der Ruhe in vielfachen Windungen. Bei der Erektion, die ohne Zweifel

durch Einpressen von Blut in den Hohlraum des Penis bzw. des Kopulationshilfsorganes geschieht, strecken sich bei der dabei erfolgenden Verlängerung dieser Organe auch die Gefäße gerade.

Ein venöses Gefäßsystem fehlt vollkommen und wird dasselbe durch die Leibeshöhle ersetzt, in die sich das Blut aus den arteriellen Gefäßen und aus den oben beschriebenen Poren des Nucleus ergießt.

Das Pericard besteht ebenso wie das Herz aus einer homogenen Membrana propria, der nach außen ein weitmaschiges Muskelnetz aufliegt, während es innen von einem äußerst niedrigen Epithel ausgekleidet wird. Die Wand des Pericards weist zahlreiche mehr weniger weite Substanzlücken auf, so daß Pericardialhöhle und Leibeshöhle in vielfacher Kommunikation stehen.

Wie schon gesagt, gleichen Vorhof und Ventrikel im wesentlichen in ihrem Bau dem Pericard, nur daß die Anordnung der Muscularis hier anders ist wie dort. Im Vorhof haben wir große sternförmige Muskelzellen mit langen, sich reichlich verzweigenden Ausläufern (Fig. 2 *vk*), während die Muskelschicht der Herzkammer (Fig. 2 *v*) aus breiten, sich vielfach überkreuzenden Muskelbündeln gebildet wird, die aus mehr oder weniger zahlreichen parallel verlaufenden Muskelfasern bestehen.

Sämtliche Gefäße besitzen den gleichen histologischen Bau. Sie bestehen aus einer strukturlosen Grundmembran, die von einer, spärliche Zellen führenden, Bindegewebsschicht überlagert wird. Die Zellen gleichen in Gestalt und Größe vollkommen den oben beschriebenen kugeligen Bindegewebszellen der Gallerte. Sie sind in eine homogene Grundmasse eingebettet, die an den Stellen, an denen die Zellen liegen, in das Lumen vorgebuchtet ist.

Da ich meine Untersuchungen nicht an frischem Material habe anstellen können, so kann ich auch über die Zusammensetzung des Blutes nichts sagen, doch lassen meine konservierten Präparate den Schluß zu, daß das Blut nur wenige körperliche Elemente führt, wie ich solche schon bei der Besprechung der Kiemen als Blutzellen beschrieben habe.

Der Blutkreislauf vollzieht sich in der Weise, daß das Blut durch die Pulsation des Ventrikels in die Aorta und von hier aus in die Arterien getrieben wird. Aus diesen ergießt es sich in die Leibeshöhle und umspült als Leibeshöhlenflüssigkeit die Organe des Tieres. Die Leibeshöhle ersetzt dann das fehlende venöse Gefäßsystem und leitet das venös gewordene Blut zu den Kiemen. Nachdem es sich hier mit Sauerstoff gesättigt hat, gelangt es durch die Substanzlücken des Pericards zunächst in die Pericardialhöhle und von hier aus in den Vorhof

bzw. den Ventrikel. Selbstverständlich kann bei der mangelhaften Ausbildung des Gefäßsystems, vor allem wegen der sehr lückenhaften Wand des Herzens, keine scharfe Trennung des venösen und arteriellen Blutes stattfinden, sondern es wird ein Teil des venösen Blutes unter Umgehung der Kiemen sogleich in das Herz gelangen und sich hier mit dem aus den Kiemen kommenden arteriellen Blut vermischen.

XIV. Kapitel: Das Nervensystem.

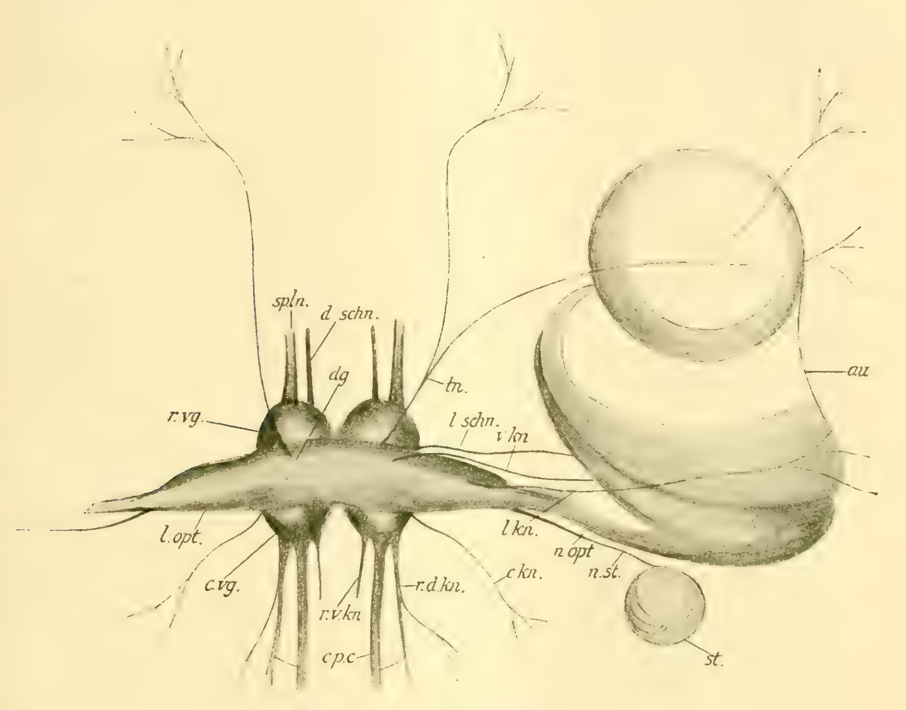
Für das Studium der topographischen Verhältnisse des Nervensystems eignen sich am besten Totalpräparate, die nach der oben beschriebenen Versilberungs- und Vergoldungsmethode hergestellt worden sind, da in solchen Präparaten das Nervensystem äußerst scharf in die Erscheinung tritt und man die Nerven bis in ihre feinsten Endäste verfolgen kann.

An dem Nervensystem kann man bei weiblichen Tieren fünf, bei männlichen dagegen sechs getrennte Ganglien unterscheiden. In die Masse des Schlundkopfes eingebettet, ventral vom Oesophagus, liegt ein Doppelganglion, das Buccalganglion. Es besteht aus zwei, ungefähr kugeligen etwa 0,25 mm messenden Hälften, die durch eine etwa 0,3 mm lange und etwa 35 μ dicke Commissur verbunden sind, so daß das Ganglion eine ungefähr hantelförmige Gestalt besitzt (Fig. 82).

An der Übergangsstelle der Schnauze in den eigentlichen Körper des Tieres, zwischen den beiden Augen und dicht an der dorsalen Körperwand, liegt das größte Ganglion, das Cerebralganglion (Fig. 1 *c.g* u. Textfig. 27). Es ist durch eine tiefe Längsfurche, die besonders stark im cranialen und caudalen Teil ausgeprägt ist, in eine rechte und linke Hälfte getrennt. An jeder Hälfte des Cerebralganglions kann man wiederum vier mehr oder weniger scharf abgesetzte Teilganglien unterscheiden und zwar ein dorsales, zwei ventrale und ein laterales. Von den beiden ventralen liegt das eine mehr rostral, das andre mehr caudal. Der besseren Übersicht halber will ich die einzelnen Teilganglien kurz bezeichnen und sie als dorsale, rostroventrale, caudoventrale und laterale unterscheiden.

Dicht über der Wurzel der Bauchflosse liegt dann das dritte Ganglion, das Pedalganglion (Fig. 1 *pedg* u. Textfig. 28). Es folgt der Größe nach dem vorigen und ist durch eine ringsum tiefeinschneidende Längsfurche in zwei gleich große ovoide Hälften geteilt. An diesen kann man wieder eine große dorsale und eine bedeutend kleinere ventrale Partie unterscheiden, die aber bedeutend weniger scharf voneinander abgesetzt sind wie die Teilganglien des Cerebralganglions.

Im hinteren Teil des Körpers liegen zwei kleine, im Gegensatz zu den bisher beschriebenen, unpaare Ganglien, die beiden Intestinalganglien. Das eine liegt mehr ventral, rostral und links, das andere etwas kleinere mehr dorsal, caudal und rechts, dicht neben der Vaginalöffnung bzw. da, wo die Flimmerrine aus dem Nucleus austritt (Fig. 2 *l.v.g* u. *r.v.g*).



Textfig. 27. Vergr. etwa 40 : 1.

Cerebralganglion von dorsal gesehen mit den abgehenden Nerven, Auge (*au*) und dem statischen Organ (*st*). *c.vg*, Caudo-Ventralganglion; *d.g*, Dorsalganglion; *lo*, Lobus opticus; *r.vg*, Rostro-Ventralganglion; *sp.ln*, Speicheldrüsenlippennerv; *d.schn*, dorsaler Schnauzennerv; *l.schn*, lateraler Schnauzennerv; *c.pc*, Cerebro-Pedalconnectiv; *r.d.kn*, rostraler, dorsaler Körpernerv; *r.v.kn*, rostraler, ventraler Körpernerv; *c.kn*, caudaler Kopfnerv; *n.o*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *v.kn*, ventraler Kopfnerv; *l.kn*, lateraler Kopfnerv; *tn*, Tentakelnerv.

Hierzu kommt endlich noch bei den männlichen Tieren ein sechstes Ganglion, das kleine Saugnapfganglion, das der dorsalen Circumferenz des Saugnapfes dicht anliegt (Fig. 51 *sg*).

Aus den Ganglien entspringen einmal die die benachbarten Ganglien verbindenden Connective und zweitens die in der Haut, den Sinnesorganen, der Muskulatur und den Eingeweiden endigenden Nerven.

Aus dem paarigen Buccalganglion gehen aus jeder Hälfte nach

rostralwärts zwei kurze, ein stärkerer lateraler und ein schwächerer medianer Nervenstamm hervor, die sich bald nach ihrem Austritt aus dem Ganglion reichlich verzweigen. Die beiden lateralen Nerven treten in die Wand des Oesophagus ein, wo sie sich sehr weit caudalwärts verfolgen lassen; ich bezeichne sie als Oesophagealnerven. Die mehr median von den letzteren aus dem Buccalganglion hervorgehenden Nervenstämme, die die vorigen an Stärke übertreffen, versorgen die Muskulatur der Radula und des Pharynx.

Viel zahlreicher sind dagegen die aus dem Cerebralganglion entspringenden Nerven und Connective, die ich an der Hand der Textfig. 27 besprechen will. Zunächst dringen aus den beiden rostroventralen Ganglien nach rostralwärts zwei starke Nerven hervor, die in die Schnauze eintreten, rechts und links vom Oesophagus verlaufen und unter spitzem Winkel mehrere kurze Seitennerven an die lateralen und ventralen Teile der Schnauzenwand abgeben. Nachdem sie in die Buccalmasse eingetreten sind, ziehen sie lateral von den Speicheldrüsen und dem Buccalganglion weiter rostralwärts. Sie geben je einen Ast an die beiden Speicheldrüsen ab und enden, nachdem sie sich in zahlreiche Endäste aufgelöst haben, in der Haut der Schnauzenspitze. Die aus diesen Nerven hervorgehenden Fasern lassen sich unschwer bis zu den oben beschriebenen Sinnesknospen an den Lippenrändern verfolgen. Ich will dieses Nervenpaar als Speicheldrüsen-Lippennerven bezeichnen (*sp.ln*).

Median von diesen eben beschriebenen Nerven und dicht neben ihnen entspringt aus dem Rostroventralganglion ein zweites Nervenpaar von wesentlich kleinerem Kaliber. Diese Nerven wenden sich ebenfalls rostral-, aber zugleich auch mehr dorsalwärts und lassen sich bis in die Schnauzenspitze verfolgen. Auf ihrem Wege geben sie vier bis fünf Seitennerven unter spitzem Winkel zur dorsalen Schnauzenwand ab. Auch hier haben wir es augenscheinlich, ebenso wie bei den Speicheldrüsen-Lippennerven mit vorwiegend sensiblen Nerven zu tun. Ich will sie als dorsale Schnauzennerven bezeichnen (*d.schn*).

Außer diesen beiden Nervenpaaren geht aus der caudalen lateralen Ecke noch ein kurzes feines Nervenpaar aus den Rostroventralganglien ab, das sich in der Haut der seitlichen Partien der Schnauzenbasis reichlich verzweigt. Wir wollen diese beiden Nerven als laterale Schnauzennerven bezeichnen (*l.schn*).

Damit wären sämtliche Nerven erledigt, die aus den rostroventralen Ganglien austreten, und ich möchte noch besonders hervorheben, daß ich Connective, also Nerven, die eine direkte Verbindung zwischen

dem Cerebral- und Buccalganglion herstellen, nicht habe auffinden können, und wie solche von Gegenbaur, Raffray und Warlomont beschrieben worden sind. Ich kann das mit um so größerer Sicherheit behaupten, als ich mehrere vollständige Querschnittsserien durch die Schnauze besitze und aufs genaueste auf das Vorhandensein solcher etwaiger Connective zwischen Cerebral- und Buccalganglion hin durchgesehen habe. Wohl aber gelingt es mit Leichtigkeit, nachzuweisen, daß Fasern aus den Buccalnerven in die Cerebralnerven und umgekehrt übertreten, so daß trotzdem eine Verbindung, wenn auch keine direkte, zwischen Buccal- und Cerebralganglion besteht.

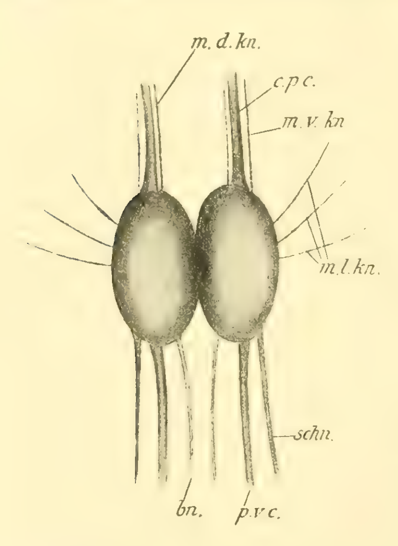
Aus den Caudoventralganglien nehmen vier Paar Nerven ihren Ursprung. Am weitesten lateral kommt aus dem zwischen den Caudoventralganglien und den Lateralganglien jederseits einspringenden Winkel ein dünnes Nervenstämmchen hervor, das sich nach kurzem dorsocaudal und lateral gerichteten Verlaufe in der Haut des Hinterkopfes verliert. Wir wollen diese Nerven als caudale Kopfnerven (*c.kn*) bezeichnen. Aus der caudalen Circumferenz der in Rede stehenden Ganglien entspringen drei Nervenpaare, deren mittleres die Cerebro-Pedalconnective sind (*cpc*). Sie durchsetzen in geradem Verlaufe lateral vom Verdauungsrohr caudalwärts ziehend die Leibeshöhle und treten in den rostralen Rand des Pedalganglions ein. In ihrem Verlaufe geben sie drei Paar kurze, die seitlichen Körperwandungen versorgende Nervenästchen ab.

Lateralwärts von den Cerebro-Pedalconnectiven entspringt je ein mittelstarker Nervenstrang, der sich dorsocaudalwärts wendet und sich reichlich in der dorsalen Körperwand verzweigt. Das noch verbleibende sehr dünne mediane Nervenpaar wendet sich ventrocaudalwärts und verzweigt sich in der ventralen Körperwand. Die Verbreitungsgebiete dieser beiden Nervenpaare erstrecken sich über das vordere Drittel der Körperwandung; ich will sie deshalb als rostro-dorsale bzw. rostro-ventrale Körpernerven bezeichnen (*rdkn* u. *rvkn*).

Was nun das Dorsalganglion betrifft, so gibt es zwei Paar unzweifelhaft sensible Nerven ab. Beide entspringen dicht nebeneinander aus der vorderen lateralen Partie des Ganglions. Das eine zieht rostralwärts, teilt sich aber bald nach seinem Ursprung in einen medianen und in einen lateralen Zweig, von denen der erstere zu den Tentakelstummeln verläuft und sich hier äußerst reichlich aufspaltet, während sich der letztere in den dorsalen und lateralen Teilen der Kopfwandung verzweigt. Ich bezeichne diese Nerven als Tentakelnerven (*tn*). Das zweite aus dem Dorsalganglion herauskommende Nervenpaar ent-

springt caudal und lateral und dicht neben den Tentakelnerven, es wendet sich direkt lateralwärts und innerviert die ventralen Partien des Kopfes und soll deshalb als ventrale Kopfnerven bezeichnet werden (*vkn*).

Die beiden lateralen Ganglien endlich, die von den Autoren meist als Lobi optici bezeichnet werden (*l.opt*), sind in der Hauptsache die Ursprungsstätten der Nerven für die Augen und die statischen Organe des Tieres. Lateralwärts geht der Lobus opticus durch allmähliche Verjüngung in den Nervus opticus über. Der letztere zieht in geradem Verlaufe lateralwärts, um sich an der Basis des Auges kahnartig zu verbreitern und dieselbe mit der Verbreiterung zu umfassen. Auf der Ventralseite der Lobi optici entspringt nach caudalwärts der beträchtlich dünnere Nervus staticus (*n.st*), der lateral- und ventralwärts zur Statocyste zieht. Außer diesen beiden größeren Nerven für die Sinnesorgane geht aus der dorsalen Partie des Lobus opticus noch ein kleiner Nerv hervor, der sich über die Augenbasis hinweg lateralwärts zu den lateralen Partien der Kopfhaut wendet. Ich nenne ihn lateralen Kopfnerven.



Textfig. 28. Vergr. etwa 75 : 1.
Pedalganglion von dorsal gesehen. *c.pc*, Cerebro-Pedalconnectiv; *m.d.kn*, mittlerer dorsaler Körpernerv; *m.v.kn*, mittlerer ventraler Körpernerv; *m.l.kn*, mittlerer lateraler Körpernerv; *p.vc*, Pedo-Visceralconnectiv; *bn*, Bauchflossennerv; *schn*, Schwanzflossennerv.

Auch aus dem zweitgrößten Ganglion, dem Pedalganglion, nehmen zahlreiche Connective und Nerven ihren Ursprung. Ich will sie an der Hand der Textfig. 28 besprechen. Aus der größeren dorsalen Partie des Pedalganglions gehen cranialwärts zunächst die beiden großen schon besprochenen Cerebro-Pedalconnective ab (*c.pc*). Ventral und mehr lateral von diesen entspringt ein Paar feiner Nerven, die ventral und lateral vom Verdauungsrohr rostralwärts ziehen, und die sich bis ungefähr in die Mitte zwischen Kopf und Bauchflosse verfolgen lassen. Auf ihrem Wege geben sie mehrere Seitenzweige ab, die in die ventralen Körperwandungen eintreten; ich nenne sie mittlere ventrale Körpernerven (*m.v.kn*). Dorsal und median von den Cerebro-Pedalconnectiven

entsendet das Pedalganglion zwei feine Nervenpaare, von denen das eine in schrägem Verlaufe nach dorsal und rostral, das andere nach dorsal und caudal zieht. Das letztere endet mit zahlreichen Seitenzweigen zwischen den Ansatzstellen der die Bauchflosse im Körper verankernden sehnenartigen Haftfäden. Wir wollen diese Nerven als mittlere dorsale Körpernerven bezeichnen (*m.d.kn*). Außer diesen eben besprochenen Nerven gehen noch rostral- und lateralwärts jederseits zwei oder drei kurze Nerven aus dem Pedalganglion hervor, die in den lateralen Körperwandungen endigen: mittlere laterale Körpernerven (*m.l.kn*). Von der caudalen Circumferenz des Pedalganglions und zwar aus seiner dorsalen Partie entspringen zunächst die beiden Pedo-Visceralconnective (*p.vc*). Sie verlaufen caudalwärts, rechts und links vom Verdauungskanal, um sich dann in der Magengegend zu kreuzen. Das aus der linken Hälfte des Pedalganglions kommende Connectiv zieht unter dem Darm, das aus der rechten Hälfte kommende über dem Darm hinweg, worauf beide, unter Abgabe von mehreren Seitenästen lateral und dorsal vom Darm caudalwärts ziehen, um schließlich in die beiden Visceralganglien einzutreten. Es vereinigt sich das aus der linken Hälfte des Pedalganglions kommende Connectiv mit dem rechten Visceralganglion, das aus der rechten Hälfte kommende dagegen mit dem linken Visceralganglion.

Etwas mehr ventral von den Pedo-Visceralconnectiven entspringen die beiden längsten Nerven des Tieres, die beiden Schwanznerven (*schn*). Sie verlaufen ventral und lateral vom Darm in geradem Verlaufe caudalwärts, ziehen unter dem Nucleus entlang, treten in die Schwanzflosse ein, die sie ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, um schließlich in dem Schwanzfaden ihr Ende zu erreichen. Auch von den Schwanznerven zweigen sich, namentlich innerhalb der Schwanzflosse, zahlreiche Seitenzweige ab, die teils die Muskulatur der Schwanzflosse, teils die Wandungen derselben innervieren.

Die ventrale, bedeutend kleinere Partie des Pedalganglions endlich entsendet zwei starke Nerven für die Bauchflosse, die Bauchflossennerven (*bn*). Sie verlaufen zunächst caudalwärts, der ventralen Körperwand dicht anliegend, biegen dann fast rechtwinklig um und treten durch den ventralen Spalt der inneren Gallerte und des Körpermuskelschlauches hindurch in die Bauchflosse ein. Hier teilen sie sich mehrmals dichotomisch und senden auf ihrem Wege zum freien Flossenrand zahlreiche Seitenäste zu den Flossenmuskeln und zur Flossenhaut. Bei den Männchen führen die Bauchflossennerven auch Zweige für das Saugnapfganglion, und zwar lassen sich vier in dieses Ganglion ein-

tretende Nervenstämmchen nachweisen. Die letzteren stellen also Connective zwischen dem Pedal- und dem Saugnapfganglion dar. Nach ventralwärts entsendet das Saugnapfganglion jederseits einen Nerven, der zahlreiche Äste an die Muskulatur des Saugnapfes abgibt.

Was nun endlich die beiden Visceralganglien anlangt (Fig. 2 *l.vg* u. *r.vg*), so geben sie entschieden mehr Nerven den Ursprung, als das von den früheren Autoren beschrieben worden ist, und von denen RAFFRAY sogar nur das eine Visceralganglion gesehen zu haben scheint. Beide Visceralganglien stehen durch die schon beschriebenen, sich kreuzenden Pedo-Visceralconnective mit dem Pedalganglion in Verbindung und sind untereinander ebenfalls durch ein kurzes Connectiv verbunden. Das linke Visceralganglion schickt dorsalwärts einen starken Nerven zu dem dicht vor der Spitze des Nucleus gelegenen Wimperorgan. Dieser Nerv verbreitert sich an seinem Ende kielartig, ähnlich, wie ich das von den Augennerven beschrieben habe. Er umfaßt mit dieser Verbreiterung die Basis des Wimperorganes. Da das letztere bei den Mollusken als Riechorgan, Osphradium, gedeutet worden ist, so will ich den Nerven als R i e c h n e r v e n bezeichnen (Fig. 2 *rn*). Cranialwärts tritt bei den männlichen Tieren aus dem linken Visceralganglion ein längerer Nerv aus, der in geradem Verlauf zu dem Copulationsorgan zieht, der P e n i s n e r v (Fig. 2 *pn*). Außer diesem stärkeren Nerven geht aus der ventralen Ecke dieses Ganglions noch ein beträchtlich feinerer Nerv hervor, der, sich reichlich verzweigend, die dem Nucleus benachbarten Bezirke der Körperwandungen innerviert, und den ich als c a u d a l e n K ö r p e r n e r v e n bezeichnen will (Fig. 2 *c.kn*).

An dem rechten Visceralganglion wären zunächst wieder das Pedal-Visceralconnectiv und das Connectiv zu dem linken Visceralganglion zu erwähnen. Außer diesen entsendet das Ganglion noch vier Nerven. Der erste zieht dorsalwärts dicht unter der rechten Körperwandung und versorgt Herz und Niere: H e r z n e r v (Fig. 2 *hn*). Ein zweiter feinerer Nerv zieht bei den Männchen nach ventralwärts und innerviert die Flimmerrinne. Die beiden letzten Nerven endlich treten aus der caudalen Circumferenz des Ganglions heraus und, nach sehr kurzem Verlauf innerhalb der Leibeshöhle, in den Nucleus ein. Der eine tritt dorsal von der Vaginalöffnung bzw. der Austrittsstelle der Flimmerrinne aus dem Nucleus in den letzteren ein und endigt in den intranucleären Teilen der Geschlechtsorgane: G e n i t a l n e r v (Fig. 2 *gn*), der andere tritt ventral von jenen Öffnungen in den Nucleus ein und verzweigt sich zwischen den Leberschläuchen und an dem intranucleären Teil des Darmes; ich bezeichne diesen Nerven als L e b e r n e r v e n (Fig. 2 *ln*).

Am Schluß dieser Beschreibung der gröberen anatomischen Verhältnisse des Nervensystems verweise ich noch auf die nebenstehende Textfig. 29, die eine Gesamtübersicht über das Nervensystem mit seinen Ganglien, Commissuren, Nerven und Connectiven gibt.

Was nun die Beschreibung der feineren Bauverhältnisse des Nervensystems anlangt, so will ich sie mit den Ganglien beginnen. Sämtliche Ganglien zeigen einen im großen und ganzen ähnlichen Bau, wie das auch aus den Fig. 82—85 hervorgeht. Sie sind außen von einer derben, etwa 4 μ dicken bindegewebigen Scheide umhüllt, die man in Anlehnung an die Verhältnisse bei Wirbeltieren als Perineuralscheide bezeichnen kann (Fig. 82 *p.sch*). Diese Scheide enthält nicht gerade zahlreiche etwa 5—6 μ messende Kerne von ovoider oder langgestreckter Gestalt. Die Perineuralscheide setzt sich ohne Unterbrechung auf die aus den Ganglien austretenden Nerven fort und bildet so eine für Ganglien und Nerven ununterbrochene Hülle. Sie färbt sich mit der BETHEschen Toluidinblaumethode metachromatisch rotviolett (Fig. 86). Nach innen zu folgt in jedem Ganglion



Textfig. 29. Vergr. 1 : 1.
Übersicht über das ganze gesamte Nervensystem.

auf das Perineurium eine dickere oder dünnere Schicht von Ganglienzellen, während das ganze übrige Innere des Ganglions von einem dichten Geflecht feinster Nervenfasern, dem Neuropil (Fig. 82 *np*) eingenommen wird. Außer diesem eben genannten Neurofibrillenfilz läßt aber das Neuropil auch wohlunterscheidbare abgeschlossene Züge von Neurofibrillen erkennen. Sie lassen sich einerseits in die Nervenzellen verfolgen und gehen andererseits in die peripheren Nerven über.

Sowohl zwischen den Ganglienzellen als auch zwischen den Fasern des Neuropils sind zahlreiche kleinere Kerne, die sog. Hüllzellkerne der Autoren, eingestreut (Fig. 86 *hzk*).

Ich wende mich nun zunächst zur Besprechung der Ganglienzellen.

Wir haben in sämtlichen Ganglien ovoide oder birnförmige stets unipolare Ganglienzellen, die sich durch weiter nichts als durch ihre Größe voneinander unterscheiden. Was den letzteren Punkt anlangt, so findet man in den Ganglien alle Übergänge von etwa 15—40 μ messenden Ganglienzellen. Die zahlreichsten und durchschnittlich kleinsten Zellen findet man im Cerebralganglion, solche mittlerer Größe in den Buccal-, Visceral- und Saugnapfganglien, während die größten, bis zu 40 μ messenden Ganglienzellen die Hauptmasse des Pedalganglions ausmachen.

Der meist birnförmige Zellkörper (Fig. 86) geht an seinem zugespitzten Ende in einen relativ dicken Fortsatz über, der in allen Fällen, wo er von mir weiter verfolgt werden konnte, sich bald in mehrere Äste spaltet, die sich teils in dem Neuropil verlieren, teils mit denen benachbarter Zellen sich zusammenschließen, in leicht verfolgbaren Zügen das Ganglion durchsetzen, und es durch die Connective oder Nerven verlassen.

Jede Zelle zeigt in dem Zellkörper einen meist kugeligen Kern, der regelmäßig in die Abgangsstelle des Fortsatzes eingelagert ist, also exzentrisch in der Zelle liegt.

An den Nervenzellen können wir ein körniges Protoplasma und in dasselbe eingelagerte Fibrillen unterscheiden. Ich wende mich zunächst zur Schilderung der letzteren als dem wichtigsten Bestandteil der Nervenzelle.

Nachdem ich lange Zeit vergeblich versucht hatte, mit den gebräuchlichen Fibrillenmethoden, wie dem BETHEschen Molybdänverfahren, der BIELSCHOFSKYschen Versilberungsmethode und der Vergoldung nach APATHY in den Ganglienzellen Primitivfibrillen nachzuweisen, ist mir dies gelungen, nachdem ich die BIELSCHOFSKY-Präparate längere Zeit mit Goldchlorid nachbehandelte, wie ich das oben des

näheren ausgeführt habe. In derartigen Präparaten, aus denen die Fig. 87 eine Zelle bei starker Vergrößerung darstellt, sieht man, wie die Mantelfibrillen des Fortsatzes in die Ganglienzellen eintreten und in der Zelle ein aus dicken Strängen bestehendes peripheres Fibrillennetz bilden. Von diesem peripheren Netz ziehen radiär nach dem Innern der Zelle feinere Fibrillen zu einem zweiten zentralen Netz. Die dieses zentrale Netz zusammensetzenden Fibrillen sammeln sich und treten in einem äußerst dichten Zuge aus der Zelle wieder aus, indem sie ein in der Mitte des Zellfortsatzes verlaufendes Bündel bilden, das sich durch seine intensive Schwärzung von den Mantelfibrillen deutlich abhebt. Während sich das ersterwähnte Netz dicht unter der äußeren Begrenzung der Ganglienzelle ausbreitet, legt sich das zentrale ungefähr conzentrisch um den Kern herum.

Außer diesem Fibrillennetzwerk enthalten die Ganglienzellen noch ein feinkörniges oder feinfaseriges Protoplasma, das sich peripheriewärts stark verdichtet und einen großen kugeligen Kern, der stets an der Austrittsstelle des Fortsatzes liegt. Der Kern hat, je nach der Größe der Ganglienzellen, einen Durchmesser von etwa 10—13 μ und grenzt sich durch eine derbe chromatische Membran von dem übrigen Inhalt der Zelle scharf ab. Das Chromatin ist in der Hauptsache auf die peripheren Teile des Kernes beschränkt, während das Innere des Kernes nur von feinen netzartig angeordneten Chromatinsträngen durchsetzt wird. Im Zentrum des Kernes findet man stets einen etwa 2 μ großen kugeligen Nucleolus.

Außer diesen die große Masse der Ganglien bildenden Elementen habe ich nun noch andere eigenartige Zellen nachweisen können, die sich ganz regelmäßig in allen Fällen ausschließlich in der dorsalen, medianen Partie des Cerebralganglions finden und zu einer, schon bei schwacher Vergrößerung erkennbaren Gruppe zusammengelagert sind (Fig. 83 und Fig. 88). Diese Zellen erreichen einen Durchmesser von ungefähr 12 μ, sind von ovoider Gestalt und enthalten neben einer großen, fast die ganze Zelle ausmachenden Vacuole einen exzentrisch gelegenen ovoiden Kern von etwa 4,5—6,5 μ Durchmesser mit dichtem Chromatinnetz und einem kleinen kugeligen Nucleolus, während das Protoplasma nur auf einen dünnen Wandbelag beschränkt ist. Diese Zellen lassen sich in ihrem Aussehen am besten mit den siegelringförmigen Fettzellen der Wirbeltiere vergleichen. Der vacuolenartige Raum grenzt sich gegen die periphere Protoplasmaschicht scharf ab und wird von blassen, nur schwer sichtbaren feinen Strängen durchzogen. Einen Ausläufer habe ich an diesen Zellen niemals finden

und über ihre Bedeutung auch nichts ermitteln können. Das Nächstliegende wäre es, an Degenerationsformen der Nervenzellen zu denken. Doch spricht gegen diese Deutung die Konstanz ihres Vorkommens ausschließlich in dem dorsalen Teil des Cerebralganglions, sowie die Konstanz ihres Vorkommens überhaupt.

Wie schon oben kurz erwähnt, sind zwischen die Ganglienzellen und die Fibrillen des Neuropils zahlreiche sogenannte Hüllzellkerne eingelagert (Fig. 86 *hzk*). Dieselben sind bedeutend kleiner wie die Kerne der Ganglienzellen, nur etwa 4—8 μ groß, von ovoider länglicher, nicht selten lappiger Gestalt. Auch durch ihre Färbung unterscheiden sie sich aufs deutlichste von den Kernen der Ganglienzellen. Während sich diese in mit Toluidinblau nach der BETHEschen Methode gefärbten Präparaten dunkelblau färben, nehmen jene einen mehr rötlich violetten Ton an, gleichen also hierin der Perineuralscheide und den in diese eingelagerten Kernen. Die Hüllzellkerne enthalten stets ein äußerst dichtes Chromatinnetz und einen oder zwei kleine kugelige Nucleoli. Die zu diesen Kernen gehörigen Zellen, die Hüllzellen, treten am besten bei der HEIDENHAINschen Eisenalaun-Haematoxylinfärbung hervor, man kann sie jedoch auch an Toluidinblaupräparaten erkennen. Es sind kleine, meist drei- oder vierseitige Zellkörper, die von jeder Ecke einen dünnen Fortsatz ausschicken. Die einzelnen Zellen anastomosieren durch ihre Fortsätze miteinander und bilden so ein das Ganglion, Zellschicht und Neuropil, durchsetzendes Netzwerk, das außen mit der Perineuralscheide in Verbindung steht (Fig. 86 u. Fig. 88).

Was nun endlich das Neuropil selbst anlangt, so kann ich über seine Konstitution nichts aussagen. Das Fasergewirr des Neuropils ist ein so außerordentlich dichtes, daß eine Analyse desselben unmöglich erscheint (Fig. 82—85). Nur so viel kann ich mit Sicherheit sagen, daß ein Teil der Äste, in die sich die Fortsätze der Nervenzellen spalten, sich in dem Neuropil auflöst, während ein anderer Teil sich direkt in die Ursprungsstelle der Nerven verfolgen läßt.

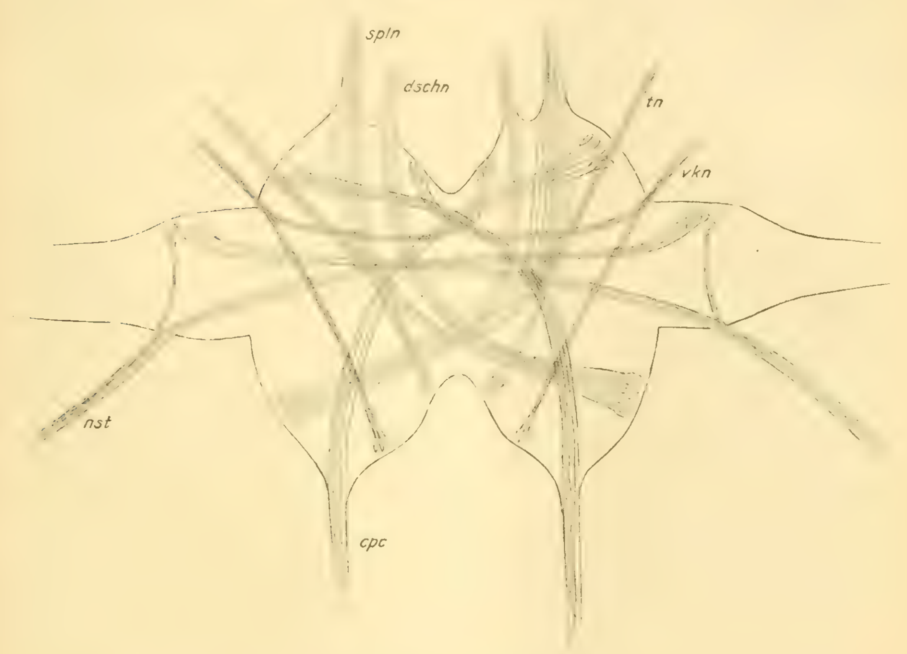
Was die stärkeren Nerven anlangt, so ist es mir gelungen, dieselben mit Hilfe von vollständigen Schnittserien durch die Ganglien bis in ihre Ursprungszellen zu verfolgen. Anschließend an die Beschreibung TSCHACHOTINS, die sich aber nur auf das Cerebralganglion beschränkt, will ich im folgenden auch die anderen Ganglien in bezug auf diesen Punkt hin abhandeln.

Im Buccalganglion (Fig. 82) nehmen die die Commissur zusammensetzenden Fibrillen aus den am weitesten lateral gelegenen Ganglienzellen ihren Ursprung. Sie durchsetzen in geradem Verlauf die eine

Hälfte des Ganglions, treten in die Commissur ein und strahlen in das Neuropil der gegenüberliegenden Hälfte aus.

Die Fibrillen der Oesophagealnerven kommen aus den am meisten median und caudal gelegenen Ganglienzellen, durchsetzen das Ganglion von caudal nach rostral und treten. zu den erwähnten Nerven vereinigt, an der rostralen Circumferenz aus dem Buccalganglion aus.

Die die beträchtlich stärkeren Radulanerven zusammensetzenden Fibrillen nehmen ihren Ursprung aus den Ganglienzellen, die die caudale



Textfig. 30. Vergr. 120 : 1.

Schematische Darstellung der Ursprungszentren der aus dem Cerebralganglion hervorgehenden Nerven und Connective in Anlehnung an die Abbildung von TSCHACHOTIN. *cpc*, Cerebropedalconnectiv; *dschn*, dorsaler Schnauzennerv; *n.st*, Nervus staticus; *spln*, Speicheldrüsenlippennerv; *tn*, Tentakelnerv; *vkn*, ventraler Kopfnerv.

laterale Ecke des Buccalganglions einnehmen. Sie durchsetzen ebenso wie die der Oesophagealnerven das Ganglion von caudal nach rostralwärts und verlassen es als dicker Nervenstrang ebenfalls an der rostralen Begrenzung.

Auch im Cerebralganglion (Textfig. 30) lassen sich bestimmte Territorien von Ganglienzellen als Ursprungsstätten der einzelnen Nerven voneinander abgrenzen. Die Speicheldrüsen-Lippennerven schwellen bald nach ihrem Eintritt in das Rostro-Ventralganglion

spindelförmig an. In der Mitte des Ganglions findet eine Spaltung ihres Faserzuges statt, ein kleiner Teil der Fasern strahlt in eine, die mediane Partie des Caudo-Ventralganglions einnehmende Gruppe von Ganglienzellen ein, während die Hauptmasse der Fasern in die gegenüber liegende Hälfte des Caudo-Ventralganglions eintritt und in eine große Gruppe von Ganglienzellen einstrahlt, die die caudale mediane Partie des Ganglions einnehmen. Es findet also eine teilweise Kreuzung der die Speicheldrüsen-Lippennerven zusammensetzenden Fasern innerhalb des Caudo-Ventralganglions statt.

Auch die Fasern des dorsalen Schnauzennerven nehmen ihren Ursprung aus der letzterwähnten Zellgruppe und laufen eine Strecke weit mit den Fasern der Speicheldrüsen-Lippennerven zusammen, erfahren also ebenfalls eine Kreuzung mit den Fasern der Gegenseite. Im Rostro-Ventralganglion zweigen sich die Fasern des dorsalen Schnauzennerven aber von dem gemeinsamen Zuge ab und treten mehr medianwärts aus dem Ganglion aus.

Die Fibrillen der Cerebro-Pedalconnective lockern sich bei ihrem Eintritt in das Cerebralganglion ebenfalls auf. Sie verlaufen innerhalb des Ganglions mehr dorsal von den Fasern der aus dem rostro-ventralen Ganglion hervorgehenden Nerven und durchsetzen das Ganglion von caudal nach rostral. Im Rostro-Ventralganglion angelangt, wenden sie sich in ziemlich scharfem Bogen medianwärts und treten in die Gegenseite des Ganglions ein, kreuzen sich also ebenfalls mit den Fasern der Gegenseite. Hier angelangt strahlen sie in eine dorsal und rostral gelegene große Zellgruppe ein. Die Kreuzung dieses Faserzuges liegt dorsal und rostral von jener der Speicheldrüsen-Lippennerven.

Der ebenfalls aus dem Rostro-Ventralganglion kommende laterale Kopfnerv erfährt nach seinem Eintritt in das Ganglion eine Spaltung in zwei Fibrillenzüge, von denen der eine stärkere das Ganglion von rostral nach caudal durchsetzt und in eine caudale mediane Zellgruppe des Caudo-Ventralganglions ausstrahlt, während der andere sich in dem rostralen Teil des Ganglions medianwärts wendet und in die gegenüberliegende Seite eintritt, wo die Fibrillen in eine dorsale mediane Zellgruppe einstrahlen.

Die Fibrillen der Tentakelnerven erfahren innerhalb des Ganglions keine Kreuzung. Sie nehmen ihren Ursprung aus einer caudalen dorsalen Zellgruppe und verlaufen bis zu ihrem Austritt aus dem Ganglion in geschlossenem Zuge in einer und derselben Seite des dorsalen Ganglions.

Der Nervus staticus hat auch zwei Ursprungszentren. Bald nach

seinem Eintritt in den Lobus opticus teilt er sich in einen schwächeren und in einen stärkeren Faserzug, von denen der erstere sich dorsal und lateral wendet, um sodann in eine dorsale Zellgruppe einzustrahlen, während der letztere in die Gegenseite übertritt und hier dicht neben der Ursprungsstätte des feineren Staticusbündels dieser Seite, etwas median von diesem, in seine Ursprungszellen ausstrahlt. Es kommt hierbei ungefähr im Zentrum des Dorsalganglions zu einer Kreuzung der Fibrillen des stärkeren Staticusbündels.

Im folgenden Abschnitt wollen wir die aus dem Pedalganglion ihren Ursprung nehmenden Nerven und Connective an der Hand der Textfig. 31 bis in ihre Ursprungszellen verfolgen, soweit mir dies gelungen ist.

Die Cerebro-Pedalconnective durchsetzen das Pedalganglion von rostral her bis ungefähr zur Mitte, wenden sich dann medianwärts und treten, nach erfolgter Kreuzung ihrer Fibrillen, in die gegenüberliegende Seite des Ganglions ein, um darauf in eine laterale dorsale Zellgruppe einzustrahlen.

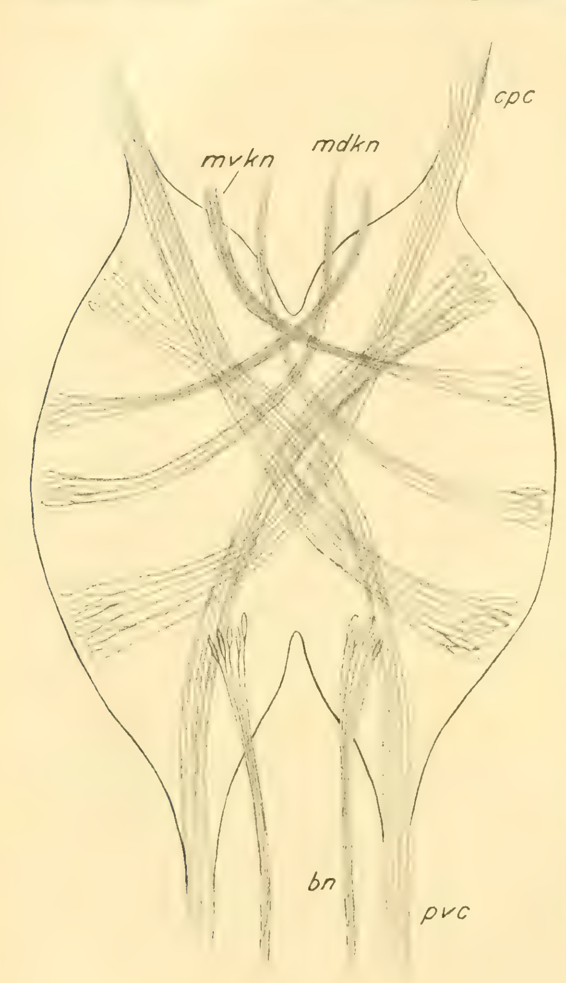
Die mittleren dorsalen Körpernerven erfahren ebenso wie die ventralen innerhalb des Ganglions eine Kreuzung. Die Ursprungszellen der ersteren liegen in der dorsalen medianen Partie des Ganglions, die der letzteren bilden eine mehr ventral und rostral gelegene Zellgruppe. Die Kreuzung der letzteren erfolgt ventral und rostral von der der mittleren dorsalen Körpernerven.

Die Pedal-Visceralconnective durchsetzen das Pedalganglion von caudal nach rostral, treten hier unter Kreuzung ihrer Fibrillenzüge in die gegenüberliegende Hälfte des Ganglions ein und verbinden sich mit einer großen rostralen dorsalen Zellengruppe.

Die Schwanznerven entspringen aus einer medianen dorsalen, ungefähr in der Mitte jedes Teilganglions liegenden Zellgruppe und treten nach Kreuzung ihrer Fibrillen aus der Gegenseite des Ganglions an der caudalen Circumferenz aus demselben aus.

Die Fibrillen der Bauchflossennerven erfahren innerhalb des Pedalganglions keine Kreuzung. Ihre Ursprungszellen nehmen fast die ganze ventrale, wenig abgesetzte Partie des Pedalganglions ein. Ihre Fibrillen durchsetzen diesen Teil des Ganglions in geschlossenem Zuge von rostral- nach caudalwärts und verlassen das Ganglion an seiner ventralen caudalen Circumferenz. Man kann den ventralen abgesetzten Teil des Pedalganglions, der fast ausschließlich von den Ursprungszellen bzw. den Fibrillen der Bauchflossennerven occupiert wird, als Bauchflossenganglion bezeichnen.

Was endlich die aus den beiden Visceralganglien hervorgehenden Nerven anlangt, so wäre über ihre Ursprungszentren nur zu sagen, daß dieselben immer ungefähr der Austrittsstelle des Nerven gegenüberliegen (Fig. 94), die Fibrillen also das Ganglion quer durchsetzen.



Textfig. 31. Vergr. 180 : 1.

Schematische Darstellung der Ursprungszentren der aus dem Pedalganglion hervorgehenden Nerven und Connective. *bn*, Bauchflossennerv; *cpc*, Cerebropedalconnectiv; *mdkn*, mittlerer dorsaler Körpernerv; *mvkn*, mittlerer ventraler Körpernerv; *pvc*, Pedovisceralconnectiv.

Das gleiche gilt auch für die aus dem kleinen Saugnapfganglion entspringenden Nerven, die die Muskulatur des Saugnapfes versorgen, denn auch ihre Ursprungszellen nehmen die dorsalen Partien des Ganglions ein, während die Austrittsstellen der Nerven an der Ventralseite des Ganglions liegen (Fig. 51 *sg*).

Die Nerven sind ebenso wie die Ganglien von einer derben Perineuralscheide umgeben, die je nach der Dicke der Nerven mehr oder weniger zahlreiche Fibrillen umschließt (Fig. 89). Das Perineurium enthält ziemlich zahlreiche längliche oder ovoide Kerne mit einem dichten Chromatinnetz und einem kleinen kugeligen Kernkörperchen. Die Perineuralscheide wird mit dem Dünnerwerden der Nerven immer zarter und verliert sich schließlich ganz, so daß die feinsten Nervenästchen unbescheidet sind.

Außer den Fibrillen findet man im Innern der Nerven zwischen

jenen zahlreiche kleine Kerne von mehr unregelmäßiger Form, die man den Hüllzellkernen der Ganglien vergleichen kann.

Was nun die Anordnung der Fibrillen innerhalb der Nerven anlangt, so laufen dieselben im allgemeinen parallel zueinander durch den Nerven hindurch. Natürlich ist das nur cum grano salis zu verstehen. Sehr häufig sieht man die Fibrillen sich gegenseitig berühren, oder sich überkreuzen. Echte Netzbildungen jedoch, wie sie von manchen Seiten an anderen Objekten innerhalb des Nerven beschrieben worden sind, habe ich niemals beobachten können. Alle scheinbaren Netzbildungen lassen unzweifelhaft den Charakter von Kunstprodukten erkennen.

Die Fibrillen sind zumeist gleichmäßig durch den Nervenquerschnitt hindurch verteilt. Was die Nervenfasern selbst anlangt, so kann man an ihrer Ursprungsstelle aus der zugehörigen Nervenzelle einen die Mitte der Nervenfaser einnehmenden Achsenstrang von Primitivfibrillen erkennen (Fig. 87), der durch einen schmalen Zwischenraum von den mehr peripher gelegenen, den Achsenstrang mantelartig umgebenden Mantelfibrillen getrennt ist. Diese doppelte Anordnung der Fibrillen verwischt sich jedoch schon recht bald nach dem Abgang des Nerven von der Zelle und macht der einer gleichmäßigen Verteilung der Primitivfibrillen Platz.

Noch ein Punkt wäre hier zu erwähnen. Die Nerven sind nämlich untereinander durch Quercommissuren verbunden. Die letzteren kommen dadurch zustande, daß sich ein Teil der Fibrillen seitlich der großen Masse derselben abzweigt und nach kurzem Verlauf in einen benachbarten Nerven einstrahlt. Es findet nun aber in den Quercommissuren nicht nur ein Austausch der Fibrillen nach einer Richtung hin statt, daß also nur ein Nerv Fibrillen an den benachbarten abgibt, sondern in einer Commissur verlaufen die Fibrillen sowohl in dieser als auch in entgegengesetzter Richtung, so daß ein Austausch der Fibrillen zwischen den Nerven stattfindet. Es bilden also schon die gröberen Nerven des Tieres echte Nervennetze (Fig. 89).

Außerdem findet sich nun aber in der gesamten Körperhaut ein zweites, viel engmaschigeres Netzwerk von Nervenfibrillen, das als letzte Endigung der Hautnerven anzusehen ist. Es liegt dieses Netz unmittelbar unter dem Körperepithel bzw. der das letztere abschließenden Membrana propria und der äußeren Körpergallerte. Es geht hervor aus den sich in zahlreiche feinste Ästchen aufsplitternden Hautnerven. An den letzteren verliert sich die Perineuralscheide und die nun nackten Fibrillen treten miteinander zur Bildung eines engmaschigen Netzwerkes zusammen (Fig. 90). Wir haben hier ein echtes Terminalnetz vor uns, das keine weiteren freien Endzweige abgibt.

Während die Fibrillen in den gröberen und feineren Nerven immer vollkommen glatt erscheinen, sind die das Terminalnetz zusammensetzenden Fibrillen immer varikös. Wahrscheinlich handelt es sich hier um ein Kunstprodukt, das sich natürlich an diesen nackten Fibrillen leichter ausbilden kann, als an den von einer Scheide umschlossenen Nerven (Fig. 90).

Am leichtesten und elegantesten kann man dieses Terminalnetz an der Schwanzflosse, dann auch an der Bauchflosse mittels der Vergoldung nach NABIAS darstellen.

Was endlich die Nervenendigung in den Muskeln anbetrifft, so sieht man, daß sich der Nerv bei seinem Eintritt in den Muskel auflockert. Während die Fibrillen bis dahin dicht aneinander gedrängt verlaufen, strahlen sie beim Eintritt in das Muskelbündel fächerförmig auseinander und bilden hier, indem sie zwischen die Muskelfasern eindringen, ein dichtes Netzwerk (Fig. 91). An der Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel findet man stets eine größere Sarcoplasmaansammlung, in die mehrere große Kerne eingelagert erscheinen.

Am Schluße nehme ich nochmals Gelegenheit, Herrn Prof. RUD. KRAUSE meinen ganz ergebensten Dank auszusprechen für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für die freundliche Überlassung seines reichlichen Materials und für die vielen Ratschläge, mit denen er mir zur Seite gestanden hat. Ebenso ist es mir ein Bedürfnis, Herrn Geheimrat O. HERTWIG für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes im Anatomisch-biologischen Institut, sowie Herrn Geheimrat F. E. SCHULZE für die gütige Erlaubnis zur Benutzung der umfangreichen Bibliothek des Zoologischen Instituts meiner ganz ergebensten Dankbarkeit zu versichern.

Potsdam, im Januar 1912.

Literaturverzeichnis.

1. A. ACH, Beiträge zur Histologie des menschlichen Nebenhoden. Inaug. Diss.
2. L. AUERBACH, Spermatogenese von Paludina vivip. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XXX. 1896.
3. DIETRICH BARFURTH, Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXII.

4. Biedermann, Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen. XCVI. Bd. der Sitzber. der Kaiserl. Akademie der Wissensch. III. Abt. Juni-Heft. 1887.
5. Biedermann und Moritz, Über die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken. Archiv für die gesamte Physiologie 1899. Bd. LXXV.
6. Boll, Beitr. zur vergl. Histol. des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. V. Suppl. 1869.
7. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
8. Carus, Anat. comp. I. 45.
9. F. Cantraine, Malacologie méditerannéenne et litterale. Prem. partie. In: Nouveaux Mémoires de l'Académie roy. des Scienc. et Belles lettres de Bruxelles. Tome XIII. Bruxelles 1841.
10. Carrière, Die Wasseraufnahme bei Mollusken. Zoolog. Anzeiger. 6. Jahrg.
11. Cattie, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchier. Zoolog. Anzeiger. 6. Jahrg.
12. Chiaje, St. Delle, Dei Molluschi Pteropode et Eteropodi apparsi nel cratere napolitano. In: Rendicont. dell'Acad. borbon. delle Sc. di Napoli II. 1843.
13. — Descrizione e Notomia deglia Animale invertebrati. V.
14. C. Claus, Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
15. G. Cuvier, Mémoire sur l'Haliotide etc. et sur la Ptérotrachée. Mémoires p. serv. à l'histoire et l'anatomie des Moll. Paris 1817.
16. Cuénot, La fonction du foie des Gastropodes pulmonés. Archives de Zoologie exp. Bd. VII. 1899.
17. Duvernoy, Anatom. comp. de Cuvier 2. ed. Paris 1839.
18. Ludwig Edinger, Die Endigungen der Hautnerven bei Pterotrachea. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
19. Enriques, Mitteilung d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XV. 1901.
20. Fahringer, Über das Vorkommen einer Speicherniere bei Carinaria medit. Zool. Anz. Bd. XXVII.
21. Fleischmann, A. Die Bewegungen des Fußes der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
22. H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de Zool. V. 1876.
23. Petrus Forskal, Descriptiones Animalium quae in itinere orientali observavit. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Hauniae 1775.
24. — Icones rerum naturalium quas in itinere orientali depingi curavit. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Hauniae 1775. Color Ausgabe in Folio.
25. Joh. Frenzel, Über die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Nova Acta Leop. Car. Bd. XLVIII. 60.
26. — Über die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.
27. — Zum feineren Bau der Wimperapparate. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII.
28. Gaimard, Voy. de l'Astrol. Paris 1833.
29. C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig 1855.
30. — Über den Bau der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853.

31. C. Gegenbaur, Über die Circulationsverhältnisse der Pteropoden und Heteropoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. IV. 1853.
32. — Über ein nierenartiges Excretionsorgan der Pteropoden und Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1854.
33. Grenacher, Das Auge der Heteropoden. Abh. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVII.
34. Grant, Outl. of comp. anat. 209.
35. H. Griesbach, Die Wasseraufnahme der Mollusken. Zool. Anz. 6. Jahrg.
36. F. Henschen, Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz. Bd. XXIV.
37. — Über Trophospongien specif. Ganglienzellen beim Menschen. Ibid.
38. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. 1865.
39. — Über den Bau des Schneckenauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. 1876.
40. Richard Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. (Abschnitt 2: Die Augen der Heteropoden.) Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. 1900.
41. Th. H. Huxley, Observations sur la circulation du sang chez les Mollusques des genres Firola et Atlanta. Ann. Scienc. nat. Zoologie (3). T. XIV. 1850.
42. — Upon the Morphol. of the Cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. Philos. Transact. 1853.
43. H. v. Ihering, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken in ihrer Bedeutung für die natürlichen Systeme der Mollusken. Erlangen 1876.
44. P. Ilyin, Das Gehörbläschen als statisches Organ bei Pterotracheidae. Centralbl. f. Physiol. Bd. XIII.
45. Joliet, Sur les fonctions du sac rénal chez les Hétéropodes. Comptes Rendues Tome XCVII.
46. Max Joseph, Die vitale Methylenblaufärbemethode bei Heteropoden. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
47. W. Kobelt, Das Gebiß der Weichtiere und seine Bedeutung für die systematische Einteilung. Bericht über die Senckenberg. nat. Gesellsch. 1870.
48. Kollmann, Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamellibranch. und Gasteropoden. Verhandl. der naturf. Gesellschaft Basel. 7. Teil. 2. Heft.
49. D. A. Krohn, Beobachtungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Arch. f. Anat. u. Phys. 1856 und 1857.
50. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1860.
51. — Fernere Beiträge zur Kenntnis des Schneckenauges. Müllers Archiv für Anatomie 1839.
52. Krukenberg, Grundriß zu einer vergl. Physiologie der Gerüstsubstanzen. Heidelberg 1885.
53. H. de Lacaze-Duthiers, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques. 5 Pl. Archiv de zoolog. expér. et génétr. I. 1872.
54. Landsberg, Über die Nieren der Mollusken. Schriften der physikalischen Ök.-Gesellsch. Königsberg. 25. Jahrg.

55. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. III. Bearb. von K. Hescheler.

56. Lesueur, Deshayes, Dict. class. des sciences nat. Paris 1824. VI. 515.

57. Lesson, Voyages aut. du monde sur la corv. »La Coquille« 1800—25 par L. J. Duperrey. 1, 2.

58. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen III. Gießen 1853.

59. Franz Leydig, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und und Amphicora. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.

60. J. D. Macdonald, On the Anatomie and Classific. of the Heteropoda. Transact. of the Royal Soc. of Edinborough. 1862.

61. Fr. Mewes, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. 1903.

62. Monticelli, Macri mos. di Cavolini.

63. Alcide d'Orbigny, Heteropodes in seinen »Voyages dans l'Amérique«. 1826—33.

64. Quoy et Gaimrad, In: Voyage de découv. de l'Astrolabe. 1826—29. L. de Freycinet Voyage autour du monde 1817—1820.

65. Ph. H. Owsjainnikoff, Histologische Studien über das Nervensystem der Mollusken. Vorläuf. Mitt. Bull. de l'Académie imp. St.-Pétersbourg. XV. 1871.

66. Joseph Paneth, Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1885.

67. F. Péron, Annales du Musée d'histoire nat. de Paris. Tome XV.

68. F. Péron et C. A. le Sueur, Histoire du genre Firola. Ann. du Musée. T. XV. Paris 1800.

69. P. Pelsener, Sur la classification des Gastropodes d'après le système nerveux. Bull. Soc. Zoolog. Franc. T. XIII. 1888.

70. — Bull. scientif. de la France et de la Belg. 1888.

71. — Gibt es Orthoneuren? Bull. scientif. de la France et de la Belgique. 3. sér. 1888.

72. Xaver Poli, De Pteropoda observationes posthumae cum additamentis et annotationibus St. Delle Chiage. In: D. Chiaje Memoire sulla storia ed notomia degli animali senza vertebre de regno di Napoli. Vol. Napoli 1825.

73. M. Popoff, Eibildung bei Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX

74. J. Ranke, Das akustische Organ im Ohre von Pterotrachea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.

75. Raffray, On the Anatomy, Physiologie and Distribution of the Firolidae. The Transactions of the Linnean Society of London. Bd. XXVII. 1871.

76. Retzius, Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. X.

77. R. Rössler, Die Neubildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.

78. Rywosch, Zur Physiologie des Herzens und des Excretionsorganes der Heteropoden (Pterotrachee). Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. CIX.

79. Schaffer, Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren. Monatsschr. für Geburtsh. und Gynäkologie. Bd. XXVIII. Hft. 5.

80. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.
81. M. Schulze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. V. Suppl. 1869.
82. C. Th. E. von Siebold, Über das Wassergefäßsystem der Cephalophoren. Fror. Nat. (3). II. 1847.
83. — Organe auditif des Mollusques. Ann. sciences nat. zoolog. 2. série. Tom. XIX.
84. J. W. Spengel, Die Geruchsorg. und das Nervensyst. d. Moll. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.
85. Souleyet, »Hétéropodes«. Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836—1837.
86. C. A. le Sueur, Descriptions of six new species of the genre Firola observed by Mrs. Le Sueur et Péron in the Mediterrannean Sea 1809. Journ. Academie Sc. Philadelphia. Vol. I. 1817.
87. J. J. Tesch, Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Leyden 1906.
88. F. H. Troschel, Zwei neue Heteropoden von Messina. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 21. 1855.
89. — Das Gebiß der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Klassifikation untersucht. 1. Lieferung. Berlin 1856. ff. Vollendet von Thiele.
90. S. Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XC. 1908.
91. N. Vesséchelli, Nuove contrib. alla studio della Philliroe buceph. Péron et Le Sueur. Mitteilungen der zoologischen Station zu Neapel.
92. Jul. Wackwitz, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden. 3. Teil. Zoologische Beiträge (Schneider-Rhode). Bd. III. 1892.
93. Wagner, Lehrbuch der Anatomie. I. II.
94. Dr. Georg Walter, Mikroskopische Untersuchungen über das Zentralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn 1863.
95. Warlomont, Etudes de quelques points de la Structure des Firoles. Journal de l'anatomie et de la Physiologie. Bd. XXII. 1886.
96. Wrzesniowsky, Der Kreislauf und die Wasseraufnahme bei den Mollusken. In: »Die Welt«. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Pterotrachea coronata*.

Tafel X.

Fig. 1. *Pterotrachea coronata*, Gesamtansicht. Vergr. etwa 4 : 1. *a*, After; *au*, Auge; *bf*, Bauchflosse; *cg*, Cerebralganglion; *cop*, Copulationsorgan; *d*, Darm; *efl*, Endflosse; *h*, Herz; *k*, Kiemen; *m*, Magen; *mö*, Mundöffnung; *n*, Niere: *nucl*, Nucleus; *pg*, Pedalganglion; *rad*, Radula; *schfd*, Schwanzfaden; *schk*, Schlundkopf; *schn*, Schnauze; *sfl*, Schwanzflosse; *sgn*, Saugnapf; *spd*, Speicheldrüse; *tst*, Tentakelstummel; *w*, Wimperorgan.

Fig. 2. Hintere Partie des Körpers. Vergr. 16 : 1. *a*, After; *ao*, Aorta;

bs, basaler Sack des Copulationsorgans; *coph*, Copulationshilfsorgan; *d*, Darm; *dr*, Drüsenabschnitt des Copulationsorgans; *flr*, Flimmerrinne; *c.kn*, caudaler Körpernerv; *k.ar*, Körperarterien; *n*, Niere; *a.np*, äußerer Nierenporus; *i.np*, innerer Nierenporus; *nucl*, Nucleus; *p*, Penis; *p.a*, Penisarterie; *pn*, Penisnerv; *p.vc*, Pedo-Visceralconnectiv; *rn*, Riechnerv; *v*, Ventrikel; *vk*, Herzvorkammer; *l.vg*, linkes Visceralganglion; *r.vg*, rechtes Visceralganglion; *schwn*, Schwanznerven; *w*, Wimperorgan (Osphradium).

Fig. 3. Äußeres Körperepithel. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3. Formalin, Heidenhain.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch den dorsalen Teil der Schnauzenspitze. Zeiss Obj. C. Oc. 3. Sublimat, Biondi. *bz*, Becherzelle; *c*, Cuticula; *ep*, Epithel; *g*, Gallertsubstanz; *lm*, Längsmuskelschicht; *mp*, Membrana propria; *n*, Nerv; *rm*, Ringmuskelschicht; *sk*, Sinnesknospe.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Wand der Schnauzenspitze. Zeiss Obj. C. Oc. 3. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

Fig. 6*a*—*e*. Verschiedene Formen von Becherzellen aus dem Epithel. Formalin *a*—*d*, Heidenhain, *e* Biondi. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Tafel XI.

Fig. 7. Längsschnitt durch zwei Sinnesknospen: Sublimat. Vergoldet nach Nabias. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *c*, Cuticula; *epz*, Epithelzellen; *n*, Nerv; *sz*, Sinneszellen; *stz*, Stützzellen.

Fig. 8. Schnitt durch die Körpergallerte. Formalin. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *k*, Kanälchen in der Grundsubstanz der Gallerte; *l*, Kommunikationslücken zwischen den Vacuolen der Gallerte.

Fig. 9*a*—*c*. Verschiedene Formen von Bindegewebszellen aus der Körpergallerte. Formalin, Heidenhain. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 10. Große sternförmige Bindegewebszelle aus der Gallertsubstanz der Bauchflosse. Formalin, Heidenhain. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Randpartie der Bauchflosse. Formalin, Heidenhain. Zeiss Obj. A. Oc. 1. *m*, Muskeln; *st.bz*, große sternförmige Bindegewebszellen.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Gruppe von Bindegewebszellen der Schnauzenspitze. Formalin, Eosin-Methylenblau. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3. Bezeichnungen wie in Fig. 14.

Tafel XII.

Fig. 13. Längsschnitt durch einen Hauthügel der Schwanzflosse. Formalin, Cresylviolett. Zeiss Obj. C. Oc. 3.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Wand der Schnauzenspitze. Formalin, Cresylviolett. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *bz*, Becherzellen; *biz*, Bindegewebszellen; *c*, Cuticula; *ep*, Körperepithel; *g*, Gallertsubstanz; *k.biz*, Kapsel der Bindegewebszellen; *lm*, Längsmuskelschicht; *mp*, Membrana propria des Körperepithels; *rm*, Ringmuskelschicht.

Fig. 15. Caudales Ende der Schwanzflosse. Vergr. etwa 25 : 1. *efl*, Endflosse; *m*, Muskeln; *schfd*, Schwanzfaden; *stf*, Stützfasern.

Fig. 16*a*. Muskelfasern längs; *b*, Muskelfasern quer. Sublimat, Heidenhain. Zeiss hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 17. Längsschnitt durch den caudalen Teil der Schwanzflosse. Formalin; vergoldet nach NABIAS. ZEISS Obj. A. Oc. 3. *m*, Muskelfaser; *n*, Nerv; *stf*, Stützfaser.

Fig. 18. Medianschnitt durch den ventralen Teil der Schnauzenspitze. Formalin, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3. *p*, Leibeshöhlenporus.

Fig. 19. Mundöffnung mit Ringlippe und Radula von vorn gesehen. Vergr. etwa 25 : 1. *e.i.ph*, Eingang in den Pharynx; *rad*, Radula; *rl*, Ringlippe.

Fig. 20. Radulaglied. Vergr. etwa 30 : 1. *h*, Greifhaken; *m*, Mittelplatte; *s*, Seitenplatte.

Fig. 21. Querschnitt durch die Radulascheide. Formalin, Cresylviolett. LEITZ Obj. 3. Oc. 4. *bpf*, Bindegewebspfropf; *ep.rsch*, Epithel der Radulascheide; *h*, Greifhaken; *m*, Muskel; *mp*, Mittelplatte; *sp*, Seitenplatte.

Fig. 22. Epithel der Radulascheide. Sublimat, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 23. Radulapolster. Querschnitt. Formalin, Cresylviolett. LEITZ Obj. 3, Oc. 1.

Tafel XIII.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Radulascheide. Formalin, Cresylviolett. ZEISS Obj. A. Oc. 2. Bezeichnungen wie in Fig. 21.

Fig. 25. Querschnitt durch den rostralsten Teil des Oesophagus. Sublimat, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3. *ag*, äußerer Gallertmantel; *ep*, Epithel; *m*, Muskelschicht; *mp*, Membrana propria.

Fig. 26. Querschnitt durch den Oesophagus innerhalb der Buccalmasse. Sublimat, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3. Bezeichnungen wie in Fig. 25.

Fig. 27. Querschnitt durch den Magen. Sublimat, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3. Bezeichnungen wie in Fig. 25.

Fig. 28. Querschnitt durch den Darm, kurz vor dem After. Sublimat, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 29. Längsschnitt durch die Pharynxwand. Sublimat, Cresylviolett. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 30. Epithelzellen aus dem Anfangsteil des Darms. Sublimat, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *mp*, Membrana propria.

Fig. 31. Pigmentzellen aus dem zweiten Darmabschnitt. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *mp*, Membrana propria.

Fig. 32. Secretzellen aus dem dritten Darmabschnitt. Sublimat, BIONDI. ZEISS Apochr. 3 mm Comp.-Oc. 12. *st.s*, Stiftchensaum.

Fig. 33. Längsschnitt durch die Schnauzenspitze und Speicheldrüse (*spd*). ZEISS Obj. A. Oc. 3.

Fig. 34. Secretzellen aus der Speicheldrüse. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 35. Übergang des Epithels des Leberausführganges (*lep*) in das des Darmes (*dep*). Sublimat, BIONDI. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Tafel XIV.

Fig. 36. Durchschnitt durch einen Leberschlauch aus dem zentralen Teil der Leber. Sublimat, BIONDI. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 37. Basalzelle aus dem Leberepithel. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4.

Fig. 38. Secernierende Leberzellen. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4.

Fig. 39. Querschnitt durch einen Leberschlauch aus dem peripheren Teil der Leber. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 40. Kern aus der Basalmasse. ZENKER, HEIDENHAIN. ZEISS Apochr. 2 mm Comp.-Oc. 12.

Fig. 41. Kern aus der Basalmasse (*bzk*) mit angelagerter Spermatogonie (*spg*). ZENKER, HEIDENHAIN. ZEISS Apochr. 2 mm Comp.-Oc. 12.

Fig. 42. Querschnitt durch den engen Anfangsteil des Vas deferens. ZENKER, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 43. Querschnitt durch den erweiterten Teil des Vas deferens. ZENKER, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 44. Querschnitt durch den intranucleären Teil der Flimmerrinne. ZENKER, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 45. Querschnitt durch den offenen Teil der Flimmerrinne. ZENKER, BIONDI. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 46. Längsschnitt durch das Kopulationsorgan. Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 3. Oc. 1. *p.ar*, Penisarterie; *bs*. basaler sackförmiger Abschnitt; *coph*, Copulationshilfsorgan; *dr*, drüsiger Abschnitt.

Fig. 47. Längsschnitt durch den distalen Abschnitt des Penis. Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 3. Oc. 1. *bz*, Becherzellen; *o*, Öffnung des Peniskanals; *pk*, Peniskanal; *rl*, Ringlippenartige Umwallung der Öffnung des Peniskanals; *stz*, interstitielle Stützzellen.

Fig. 48. Zellen aus dem drüsigen Abschnitt des Kopulationsorgans im Beginn der Secretion. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 49. Zellen aus dem drüsigen Abschnitt des Kopulationsorgans in voller Secretion. Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 6, Oc. 3.

Tafel XV.

Fig. 50. Schnitt durch eine Gruppe interstitieller Zellen aus dem Penis. Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 6. Oc. 4. *cr*, Eiweißkristall.

Fig. 51. Längsschnitt durch den Saugnapf. ZENKER, HEIDENHAIN. LEITZ Obj. 3. Oc. 1. *sg*, Saugnapfganglion.

Fig. 52. Querschnitt durch einen Eischlauch. Sublimat, HEIDENHAIN. LEITZ Obj. 6. Oc. 4. *ep*, Eiepithel; *mp*. Membrana propria; *u*, Urei; *u.i.t*, Ureier in Teilung.

Fig. 53—64 und Fig. 68 u. 69. Eier verschiedener Entwicklungsstadien. Sublimat, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *dk*, Dotterkern; *st*, Strahlung; *r.dk*, reife Dotterkügelchen; *u.dk*, unreife Dotterkügelchen; *sp*, Spermien,

Fig. 65—67. Eier mit Trophospongienbildungen. Sublimat, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Tafel XVI.

Fig. 70. Schnitt durch ein beschaltes Ei. ZEISS hom. Imm. 1/12. Oc. 3. Sublimat, HEIDENHAIN. *esch*, Eischale; *st*, Strahlung.

Fig. 71. Querschnitt durch den Eileiter (*ovd*) und das Receptaculum seminis (*rcp*). Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 6, Oc. 1.

Fig. 72. Längsschnitt durch eine Tasche der Schalen- und Gallertdrüse.

Sublimat, BIONDI. LEITZ Obj. 3. Oc. 4. *gd*, Bezirk der Gallertdrüse; *schd*, Bezirk der Schalendrüse.

Fig. 73. Längsschnitt durch einen Drüsenschlauch der Schalendrüse. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *s*, Secret.

Fig. 74. Schnitt durch einen Drüsenschlauch der Gallertdrüse. Sublimat, BIONDI. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *s*, Secret.

Fig. 75. Niere von ventral gesehen (nach einem BORNschen Wachsmodell). Vergr. etwa 50 : 1.

Fig. 76. Niere längs aufgeschnitten (wie in Fig. 75). *nk*, Nierenkanälchen; *ns*, Nierensack.

Fig. 77. Querschnitt durch ein Nierenkanälchen. HELLY, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3. *g*, Geißel; *mp*, Membrana propria; *n.ep*, excretorisches Epithel.

Fig. 78. Kieme von außen gesehen. (Nach einem BORNschen Wachsmodell.) Vergr. etwa 60 : 1.

Fig. 79. Kieme längs aufgeschnitten. Wie in Fig. 78.

Fig. 80. Längsschnitt durch eine Kieme. Formalin, HEIDENHAIN. LEITZ Obj. 3. Oc. 1.

Fig. 81. Längsschnitt durch die Kiemenwand. Formalin, HEIDENHAIN. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4. *bk*, Blutkörperchen; *ep*, äußeres Kiemenepithel; *mz*, contractile Zelle.

Tafel XVII.

Fig. 82. Frontalschnitt durch das Buccalganglion. Sublimat, gezeichnet nach einem BIONDI-Präparat. ZEISS Obj. C. Oc. 3. *np*, Neuropil; *p.sch*, Perineuralscheide.

Fig. 83. Querschnitt durch das Cerebralganglion. Formalin, gezeichnet nach einem BETHE'schen Toluidinblaupräparat. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 84. Frontalschnitt durch das Pedalganglion. Formalin, gezeichnet nach einem BETHE'schen Toluidinblaupräparat. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 85. Schnitt durch ein Visceralganglion. Sublimat, gezeichnet nach einem BIONDI-Präparat. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 86. Große Nervenzellen aus dem Pedalganglion. Formalin, Toluidinblau. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4. *hzk*, Hüllzellenkern; *np*, Neuropil; *nz*, Nervenzellen; *pnsch*, Perineuralscheide.

Fig. 87. Mittelgroße Nervenzellen aus dem Cerebralganglion. Formalin, BIELSCHOWSKY nachvergoldet. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4.

Fig. 88. Querschnitt durch die dorsale Partie des Cerebralganglions. Formalin, Toluidinblau. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 4.

Fig. 89. Anastomosierende Nerven aus der Schwanzflosse. Formalin, Methylenblau. ZEISS Obj. C. Oc. 3.

Fig. 90. Subepitheliales Nervenendnetz aus der Schwanzflosse. Formalin, vergoldet nach NABIAS. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Fig. 91. Nervenendigung im Muskel. Formalin, Methylenblau. ZEISS hom. Immers. 1/12. Oc. 3.

Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Xenarthra.

Von

Dr. Adolf Uekermann.

(Aus dem zoolog. und vergleichend-anatomischen Institut der Universität Bonn.)

Mit Tafel XVIII und XIX.

Es ist auffällig, wie wenig Beachtung die Gesichtsmuskulatur in der älteren Säugetieranatomie gefunden hat. In den meisten anatomischen Arbeiten ist sie gar nicht erwähnt, und nur in wenigen Werken finden sich kurze, oft ungenaue Angaben über die hauptsächlichsten Züge, die sich auf Verlaufsrichtung, Funktion und Längenmaß beschränken, ohne die gemeinsame Innervation durch den N. facialis und den genetischen Zusammenhang des ganzen Gebietes zu berücksichtigen. Erst die bahnbrechenden, mustergültigen Arbeiten von Georg Ruge »Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen« [28] und »Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten« [29] haben in neuerer Zeit das Interesse für dieses Gebiet wachgerufen und eine Richtschnur geschaffen für alle folgenden, auf die Gesichtsmuskulatur sich beziehenden Untersuchungen. Die Worte Ruges: [29, S. 16] »Es wird Aufgabe bleiben müssen, die Gesichtsmuskulatur auch anderer Abteilungen zu erörtern, dann aber das hier Gewonnene zu verwerten« gaben mir die Veranlassung zu der vorliegenden, auf den von Ruge geschaffenen Grundlagen basierenden Arbeit.

Ich wählte die Edentaten Central- und Südamerikas, also die Familien der Dasypodiden, Myrmecophagiden und Bradypodiden. Weber faßt in seinem maßgebenden Werk »Die Säugetiere« [35] diese drei Familien als *Xenarthra* zusammen und stellt sie als innig blutsverwandt und zoogeographisch zusammengehörend den anderen Edentaten, Pholidota (Manidae) und Tubulidentata (Orycteropodidae), als besondere Gruppe gegenüber. Der enge Zusammenhang der drei Familien

der Xenarthra ist besonders durch die neueren paläontologischen Befunde in Südamerika klar geworden, die darauf schließen lassen, daß die drei Abteilungen der Xenarthra die letzten Reste von zahlreichen früheren Formen darstellen, die nach WEBER [35, S. 431] »mit zunehmendem Alter der tertiären Zeiten, in denen sie lebten, stets mehr sich nähern und damit auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen.«

Die untersten Abteilungen der Säuger, die Monotremen und Marsupialier, sind auf die Gesichtsmuskulatur hin von RUGE selbst untersucht. Sein Werk »Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate« [31] ist in manchen Punkten durch die Arbeit SCHULMANNS »Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen« [33] ergänzt und vervollständigt. Da es von Interesse sein muß, den langsamen Entwicklungsgang in der Säugetierreihe zu verfolgen, erscheint es natürlich, von den untersten Abteilungen weiterzubauen, um durch fortgesetzte Untersuchungen klar zu legen, wie aus den bei den Monotremen gefundenen primitiven Zuständen eine so komplizierte Muskulatur sich ausbilden konnte, wie wir sie bei den Primaten, oder gar in der Anatomie des Menschen antreffen.

Mich leitete ferner der Gedanke, daß die an sich schon so merkwürdige, durch tiefgehende Unterschiede in der Lebensweise, Nahrung und Gestalt charakterisierte Gruppe der Xenarthra besonders interessante und für die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Familien vielleicht wichtige Resultate ergeben würde.

Die sich um die Gesichtsöffnungen gruppierenden Muskeln haben nach FATAMURA [8, S. 335] ursprünglich rein »vegetative Funktion«. Sie stehen also in engem Zusammenhange mit der Lebensweise, und es wird sich vielleicht gerade durch die Biologie die eigentümliche Ausbildung gewisser Muskelzüge bei den Xenarthra erklären lassen. In der Anatomie des Menschen bezeichnet man die Gesichtsmuskulatur als »mimische«, jedoch ist die Beteiligung am Ausdruck von Gemütsbewegungen zweifellos eine erst sekundär erworbene Funktion.

Der Grundgedanke für alle auf die Gesichtsmuskulatur bezüglichen Untersuchungen ist zuerst von GEGENBAUR ausgesprochen. In seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen [12] betont er die enge Zusammengehörigkeit der Gesichtsmuskulatur durch die gemeinsame Innervation seitens des N. facialis. [12, S. 326] »Bringt man hiermit in Erwägung, daß viele der als diskrete Teile aufgefaßten Muskeln untereinander in Verbindung stehen durch Faserzüge, welche man

als aberrierende deutet, so gelangt man zu der Einsicht eines morphologischen Zusammenhanges der gesamten Muskulatur des Gesichtes.« Diese Worte bildeten die Grundlage, auf der alle späteren Arbeiten über Gesichtsmuskulatur aufgebaut sind. Ich erwähne die Untersuchungen von RUGE [28, 29, 30, 31], FATAMURA [7, 8] und SCHULMANN [33, 34].

Bevor ich auf mein eigentliches Thema »Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Xenarthra« eingehe, wird es nötig sein, mit kurzen Worten den Entwicklungsgang dieser Muskulatur zu streifen.

Der die Gesichtsmuskulatur versorgende Facialis ist der Nerv des Hyoidbogens und daher gehört auch seine Muskulatur ursprünglich dem Visceralskelet an. Die Beziehungen zum Gesicht sind durch Wanderung und Verlagerung erst sekundär erworben. Als Mutterboden für die gesamte Gesichtsmuskulatur unterscheidet man nach RUGE zwei getrennte Muskelgebiete an der Ventralfläche des Halses, die nur durch die gemeinsame Innervation durch den N. facialis im Zusammenhang stehen. Die oberflächliche longitudinale Schicht wird als Platysma und die mehr circulär verlaufende tiefere Lage als Sphincter colli bezeichnet. Während bei den niederen Wirbeltieren diese Muskulatur auf den Hals beschränkt bleibt, steigt sie bei den Säugern über den Kieferrand zum Gesicht empor. Hier gewinnt sie Beziehungen zu den Gesichtsöffnungen, durch deren verschiedene Ausbildung in den einzelnen Klassen der Säugetiere sich leicht das Vorkommen zahlreicher individueller Variationen erklären lässt. (RAUBER-KOPSCH [26]). Wie GEGENBAUR in seiner »Vergleichenden Anatomie« schreibt, entsteht aus den vorhin erwähnten beiden Schichten [13, S. 638] »eine reich gegliederte Muskulatur, die nicht nur in ihren einzelnen Bestandteilen verschiedene Funktionen übernimmt, sondern auch in ihrer Gesamtheit als mimische Gesichtsmuskulatur den physiognomischen Ausdruck bestimmt. Dadurch erheben sich die Säugetiere über die andern Wirbeltierklassen«. Diese reiche Gliederung der Muskulatur kommt zustande durch Kontinuitätstrennung und Schichtenbildung. Ferner entstehen durch Anheftung am Skelet selbständige Muskeln und anderseits fallen funktionslos gewordene Abschnitte der Reduktion anheim. Bei dieser Ausbildung der Muskulatur wird auch der N. facialis in Mitleidenschaft gezogen und es bilden sich zahlreiche Äste und Verflechtungen. Beim Studium der Gesichtsmuskulatur wird man zu der Ansicht kommen, daß die Entwicklung derselben durchaus noch nicht abgeschlossen ist, sondern daß sich diese Muskulatur auf

der Stufe einer lebhaften Umbildung befindet. SCHULMANN [33] erklärt diese Erscheinung damit, daß die Gesichtsmuskulatur phylogenetisch jung ist. Eine interessante Bemerkung über die weitere Entwicklung der beiden Schichten, Platysma und Sphincter colli, findet sich bei FATAMURA [7]. Er schreibt dort, daß die Muskeln der tieferen Lage (Sphincter colli) sich früher differenzieren, als die andern, und daß sich ferner die von der oberflächlichen Schicht (Platysma) stammenden Muskeln phylogenetisch weiter entwickeln mit der höheren Ausbildung der Species.

Wie RUGE festgestellt hat, weisen die Produkte des oberflächlichen Platysmasystems und die des Sphincter colli keinerlei Beziehungen zueinander auf, aber die Muskeln jedes Systems werden stets im nachweisbaren, genetischen Zusammenhang getroffen. Das ganze Gebiet der Gesichtsmuskeln teilt RUGE in dieser Hinsicht in zwei natürliche, streng geschiedene Gruppen ein, nämlich:

I. das Platysma und die von ihm stammenden Muskeln,
II. der Sphincter colli und dessen Derivate.

Das Gebiet des Platysma umfaßt die Muskeln des Ohres und Auges, die der Scheitel-, Kinn- und Stirnregion, die Levatoren der Lippen und den M. zygomatico-labialis. Vom Sphincter colli leitet RUGE ab die Lippen- und Nasenmuskeln, den M. buccinator, M. maxillo-labialis und zuletzt den M. mandibulo-auricularis.

Es würde zu weit führen, wenn ich an dieser Stelle auf den durch die Untersuchungen RUGES bewiesenen Zusammenhang der einzelnen Muskeln jeder Schicht, auf den Grund und die Art der Differenzierung eingehen wollte. In dem morphologischen Teil meiner Arbeit werde ich die Muskeln der beiden großen Gebiete, soweit man sie bei den Xenarthra als selbständig ansehen kann, einzeln betrachten und dabei auf die Ableitung vom Mutterboden und die Beziehungen zu den Derivaten derselben Schicht kurz hinweisen. Sowohl in der Disposition, wie auch in der Nomenklatur, die gerade auf diesem Gebiete die größten Abweichungen zeigt, habe ich mich nach den Arbeiten RUGES gerichtet. Einen im »Anatomischen Anzeiger 1908« von BOAS und PAULLI herausgegebenen Aufsatz: »Über den allgemeinen Plan der Gesichtsmuskulatur der Säugetiere« [2] möchte ich hier nicht unerwähnt lassen. Die in dieser Arbeit gegebene, an sich recht übersichtliche Einteilung in sieben Gruppen scheint mir jedoch ein wenig willkürlich gewählt zu sein, und ich gebe daher der von RUGE vorgeschlagenen und natürlicheren Disposition den Vorzug.

Wie schon angedeutet wurde, beschränke ich mich nicht darauf,

in rein morphologischer Hinsicht die Gesichtsmuskulatur der Xenarthra zu behandeln, sondern ich werde meiner Arbeit einen vergleichend-anatomischen Teil anfügen und auch die auffallende und für die Xenarthra charakteristische Ausbildung gewisser Muskelzüge biologisch zu erklären versuchen.

In den zahlreichen Abhandlungen über die Anatomie der Xenarthra ist die Gesichtsmuskulatur recht stiefmütterlich behandelt. Abgesehen von kurzen, allgemeinen Angaben in manchen Werken, sind es nur einige wenige Autoren, die näher auf dieses Gebiet eingegangen sind. So enthalten die Arbeiten von Macalister [18, 19] und Windle and Parsons [38] kurze, aber brauchbare Angaben über die Gesichtsmuskulatur. Joseph Hyrtl [16] beschreibt in seiner Abhandlung über den *Chlamydophorus* als »Musculi faciei« nur die Schnauzenmuskulatur und den M. buccinator. Eine sorgfältige Beschreibung der Gesichtsmuskeln von *Myrmecophaga jubata* geben Owen [23] und vor allem Pouchet [24]. Das Werk von Pouchet zeichnet sich ferner durch eine genaue Schilderung und Abbildung des Facialis-Verlaufes aus. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches [5] findet sich eine gute Aufzählung der Gesichtsmuskulatur der Säugetiere. Jedoch ist von den Xenarthra nur die Gruppe der Dasypodiden behandelt, deren Platysma Erwähnung findet. Gute Abbildungen von *Tamandua*, *Choloepus* und *Bradypus* und manche wichtige Aufklärungen gibt die Arbeit Schulmanns: »Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen« [33].

Morphologischer Teil.

I. Dasypodidae.

a. *Dasypus sexcinctus*. b. *Tatusia novemcincta*.

a. *Dasypus sexcinctus* (Fig. 1—5).

Es stand mir ein ganzes, in Spiritus konserviertes Exemplar aus dem Kölner Zoologischen Garten für meine Untersuchungen zur Verfügung.

A. Platysma myoides und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. Platysma myoides (Fig. 1 *pspl*, *pzpl*, *pppl*).

Das Platysma bildete, wie in der Einleitung hervorgehoben wurde, ursprünglich eine zusammenhängende Muskelplatte, die sich über den Kieferrand zum Gesicht erstreckte. Hier trat sie in Beziehung zu den Gesichtsöffnungen und bildete durch zahlreiche Differenzierungen

die oberflächliche Gesichtsmuskulatur. Als unverbrauchten Rest der Mutterschicht lassen sich bei *Dasypus* jederseits drei verschiedene Platysmastränge unterscheiden, die jedoch ihre Verbindung mit dem Halsteil des Platysma aufgegeben haben. Die obere Schicht, Portio superficialis (Fig. 1 *pspl*), tritt nach Entfernung der Haut zutage. Es ist ein langgestreckter, ziemlich schmaler Muskelstreifen, der in longitudinaler Richtung unterhalb des Ohres zum Mundwinkel verläuft, wo seine Fasern allmählich ausstrahlen. Ein Teil der am weitesten dorsal verlaufenden Bündel zweigt sich ab und inseriert am Arcus zygomaticus unterhalb der Orbita. Punctum fixum des Muskels ist der Rückenpanzer, an dessen lateralem Kopfrande er unterhalb des Ohres angewachsen ist. Diese Portio superficialis entspricht dem von Ruge [28] bei den Prosimieren beschriebenen M. auriculo-labialis inferior, nur hat sich die Ursprungsstelle vom Ohre zum Kopfrand des Rückenpanzers bei *Dasypus* verschoben. Bronn [5] führt bei den Dasypodiden ein Muskelband an, das sich vom Mundwinkel zur Seitenfläche des Rückenpanzers erstreckt. Ohne Zweifel ist der von Bronn erwähnte Muskel der Portio superficialis homolog. Die Funktion dieser oberen Platysmaschicht besteht im Zurückziehen des Mundwinkels, und durch die am Arcus zygomaticus inserierenden Bündel wird eine seitliche Bewegung des Kopfes hervorgerufen, wodurch die Wirkung der tieferen Schicht verstärkt wird. Diese zweite Lage des Platysma, die Portio zygomatica (Fig. 1 *pzpl*), wird zum Teil von der Portio superficialis bedeckt. Als außerordentlich starker, fleischiger Muskelzug erstreckt sie sich von der lateralen Seite des Rückenpanzers, sich ein wenig verschmälernd, zum Arcus zygomaticus. Die breite Ursprungsstelle liegt mehr caudalwärts, als die des oben beschriebenen Zuges. An seiner Insertionsstelle am Jochbogen zeigt der Muskel einen mehr sehnigen Charakter. Die Portio zygomatica hat sich in der Weise zu einem selbständigen Muskel entwickelt, daß zuerst tiefe, über den Jochbogen verlaufende Fasern hier Ansatzpunkte erworben haben. Nach Windle and Parsons [38], die bei *Dasypus villosus* diese Portio zygomatica erwähnen, geht der Muskel nach seiner Insertion am Rückenpanzer mit einem großen Teil seiner Fasern abwärts und steht mit dem den Rücken bekleidenden Panniculus in Verbindung. Cuvier und Laurillard beschreiben bei *Dasypus sexcinctus* außer dieser Portio zygomatica noch einen kräftigen Muskelzug des Platysma, welcher vom Supraorbitalrande zum Kopfschild geht. Dieser Muskel ist jedoch nach Faserverlauf und Lage erst ein weiteres Differenzierungsprodukt des Platysma und wird von mir später als M. orbito-auricularis be-

schrieben. Die Portio zygomatica zieht bei doppelseitiger Kontraktion den Kopf nach oben und hinten, und einseitige Kontraktion bewegt ihn zur Seite. Die dritte Schicht des Platysma, die Portio profunda (Fig. 1 *pppl*), ist weit schwächer ausgebildet, als die vorige. Sie entspringt am postauriculären Rande des Rückenpanzers und, indem die Fasern einen mehr steilen Verlauf annehmen, aufwärts bis zum Ligamentum nuchae. Die Fasern enden unterhalb des Ohres, wo sie zum Teil mit der Portio zygomatica verschmelzen. Die Funktion ist dieselbe, wie die der vorigen Schicht.

b. M. auriculo-occipitalis (Fig. 4 *mao*).

Der M. auriculo-occipitalis hängt nach RUGE »in der ursprünglichsten Weise« mit dem Platysma zusammen. In seiner Arbeit über die Gesichtsmuskulatur der Prosimier findet sich folgende Angabe über die Ableitung dieses Muskels [28, S. 267]: »Der Auriculo-occipitalis entsprang, aufwärts von den Nackeninsertionen des Platysma, vom Ligamentum nuchae und dehnte sich bis zur Protuberantia occipitalis externa aus. In diesem Zustande war er nur ein Teil des Platysma. Durch Rückbildung der Nackenfasern des Platysma wird der Auriculo-occipitalis abgetrennt, selbständig.« Der bei *Dasypus* gefundene Zustand darf darum als ein ursprünglicher gelten, weil hier der M. auriculo-occipitalis noch mit dem Platysma in direkter Verbindung steht. Von dem postauriculären Platysmastrang, der Portio profunda, lösen sich bald nach dessen Nackeninsertion am Ligamentum nuchae zwei gesonderte Portionen ab, die in transversaler Richtung zur caudalen Ohrmuschelfläche ziehen. Sie bilden den bei *Dasypus* also noch nicht selbständigen M. auriculo-occipitalis (Fig. 4 *mao*). Die mehr rostral gelegene Portion sondert sich ein wenig früher ab und inseriert oberhalb der anderen etwas stärkeren Portion an der Ohrmuschel. Der Muskel zieht das Ohr nach hinten und oben.

c. M. orbicularis auriculae (Fig. 2, 4 *mora*).

An der rostralen Ohrknorpelfläche stößt man auf einen schmalen, platten Muskel, der, wie RUGE [28] annimmt, aus dem »Ohrmuschelteil des Platysma« entstanden ist. Streng genommen führt dieser Muskel den Namen »Orbicularis« nicht mit Recht, da seine Fasern kaum einen Halbkreis beschreiben. Er erstreckt sich von der rostralen Ohrknorpelfläche zum knorpeligen Gehörgang, an dessen Seitenfläche einige seiner Fasern inserieren. Der Hauptteil des Muskels heftet sich an der caudalen Fläche der Ohrmuschel an. Seine Funktion besteht

in einer Bewegung der Seitenflächen des Ohrknorpels gegeneinander.

d. M. orbito-auricularis (Fig. 1, 2, 4 *moa*).

Oberhalb der Orbita liegt ein ansehnlicher Muskel von nierenförmiger Gestalt, der am Supraorbitalrande entspringt, bedeckt an seinem Ursprunge vom M. orbicularis oculi. Es ist dies der M. orbito-auricularis (Fig. 1, 2, 4 *moa*). Wie Ruge [28] beweist, ist er aus einem primitiven Platysmastrang, dem M. auriculo-labialis superior, entstanden, der zwischen Ohr und Mundspalte verlief. Die dorsal verlaufenden Bündel reichten bis zum Orbitalrande. Hier befestigten sich tiefe Fasern, trennten sich von der Mutterschicht und gewannen eine selbständige Wirkung auf die Ohrmuschel. Bei *Dasypus* verlaufen die Fasern vom Supraorbitalrande fächerförmig über die Stirn- und Schläfengegend und bilden die starke Portio orbitalis (Fig. 1, 2, 4 *moapo*). Die äußersten caudalwärts gerichteten Bündel stehen als selbständige Portio auricularis (Fig. 1, 2, 4 *moapau*) mit der Ohrmuschel in Verbindung. Mit Ausnahme der schwachen Auricularportion ist der Muskel am Kopfschild angewachsen. Zum Teil bedeckt er den M. temporalis. Die Portio orbitalis wirkt als Protractor des Kopfschildes und die Portio auricularis zieht das Ohr nach vorn.

e. M. auricularis superior (Fig. 1, 2, 4 *mas*).

Ruge [28] leitet diesen Muskel vom M. orbito-auricularis ab, indem er annimmt, daß oberflächliche Faserbündel dieses Muskels vom Supraorbitalrande aufwärts gewandert sind, allmählich einen steileren Verlauf angenommen und durch Gewinnung neuer Insertionsstellen am Occipitale zum selbständigen Muskel sich entwickelt haben. Bei *Dasypus* verläuft der nicht sehr starke Muskel von der Crista occipitalis externa zum Ohr in transversaler Richtung, und in der Medianlinie sind einige Fasern des linken und rechten Muskels verflochten. Der M. auricularis superior (Fig. 4 *mas*) ist in zwei scharf gesonderte Züge getrennt. Die rückwärts (caudal) gelegene Portion läuft in transversaler Richtung zur medialen Rückenfläche des Ohres, während die vordere Portion an der rostralen Ohrmuschelfläche ihre Insertionsstelle hat. Sie liegt oberhalb der vorhin beschriebenen Insertion der Portio auricularis des M. orbito-auricularis. Es ist dies wohl eine Bestätigung der Annahme Ruges, daß der M. auricularis superior aus oberflächlichen Fasern des M. orbito-auricularis abzuleiten ist. Durch Kontraktion des Muskels wird das Ohr aufgerichtet.

f. M. orbicularis oculi (Fig. 1,4 *mooc*).

Der M. orbicularis oculi stammt aus demselben primitiven Platysmastrang, M. auriculo-labialis superior, wie der oben beschriebene M. orbito-auricularis. Nur ist er aus oberflächlichen Fasern abzuleiten, während der unter ihm gelegene M. orbito-auricularis den tiefen Bündeln entstammt (RUGE). Er besteht aus ringförmig um das Auge verlaufenden Fasern, die am medialen Augenwinkel durch das Ligamentum palpebrale unterbrochen sind. Bei *Dasypus* ist er als platter, ziemlich schwacher Muskelring vorhanden, der seitlich scharf abgegrenzt ist. Am Supraorbitalrande bedeckt er, wie bereits erwähnt, den Ursprung des M. orbito-auricularis. Er bewirkt das Schließen der Augenlider.

g. M. levator labii superioris alaeque nasi (Fig. 1, 2 *mlls*).

Nach RUGE [28] ist dieser Muskel unmittelbar vom M. orbicularis oculi abzuleiten in der Weise, daß aberrierende Fasern vom unteren Augenlid Beziehungen zur Oberlippe und Nase gewonnen haben. Am Arcus zygomaticus gewannen diese Fasern feste Insertionspunkte. Der M. levator labii superioris alaeque nasi ist bei *Dasypus* ein kräftiger rundlicher Muskel, der unterhalb der Orbita am Arcus zygomaticus seine Ansatzstelle hat. Kurz nach seinem Ursprunge teilt sich der Muskel in eine obere und untere Portion, die beide gleich stark ausgebildet sind. Oberhalb des Mundwinkels laufen beide in runde, starke Sehnen aus, von denen die am weitesten dorsal verlaufende in longitudinaler Richtung zum Nasenflügel zieht und sich in dessen Haut ansetzt. Die untere Sehne gelangt durch das Fettpolster der Oberlippe parallel zu der vorigen zum vordersten Teil der Oberlippe. Der Muskel bedeckt teilweise den M. buccinator, und die Sehne der ventralen Portion liegt dem M. orbicularis oris auf. Bei einer anderen Art der Gürteltiere, dem *Chlamydophorus*, erwähnt JOSEPH HYRTL einen Muskel, der [16, S. 30] »a zygomatis processu descendente enatus . . . per labii superioris tumidulum pulvinar ad rostrum defertur«. Dieser Muskel ist wohl identisch mit dem M. levator labii superioris alaeque nasi bei *Dasypus*, jedoch erwähnt HYRTL beim *Chlamydophorus* keine Zweiteilung dieses Muskels. Der Name des Muskels besagt seine Funktion.

h. M. levator labii inferioris (Fig. 1, 2 *mlli*).

Als langer, runder Muskel, schwächer als der vorige, läuft der M. levator labii inferioris vom Jochbogen zum vordersten Teil

der Unterlippe. Er entspringt unterhalb und angrenzend an den M. levator labii superioris alaeque nasi. Man kann daher annehmen, daß auch dieser Muskel vom M. orbicularis oculi herzuleiten ist, indem Fasern zur Unterlippe aberrierten, gleichwie beim M. levator labii superioris alaeque nasi zur Oberlippe. Der M. levator labii inferioris läuft nicht in eine Sehne aus, sondern bleibt muskulös bis zu seiner Insertion. An dem ventralen Rande dieses Muskels, teils von ihm verdeckt, liegt die Glandula buccalis (Fig. 2 *gb*). Die Funktion des Muskels besteht bei einseitiger Kontraktion in einer seitlichen Verschiebung der Unterlippe und durch doppelseitige Kontraktion wird sie gehoben.

i. M. zygomatico-labialis (Fig. 1 *mzl*).

Man kann den M. zygomatico-labialis als restierenden Teil des schon mehrfach erwähnten primitiven Platysmastranges, M. auriculolabialis superior, ansehen. Von der Auriculargegend kommend erstreckte sich dieser Muskel ursprünglich frei über den Jochbogen zur Oberlippe. Durch Anheftung am Jochbogen bildete sich nun ein selbständiger Muskel zur Oberlippe aus, der M. zygomatico-labialis, während der andre Teil zum Ohre zu der Bildung des M. orbito-auricularis und des M. orbicularis oculi verbraucht wurde (Ruge). Der Muskel hat seinen Ursprung bei *Dasypus* an der rostralen Fläche des Jochbogens und inseriert in der Oberlippe, dicht am Mundwinkel. Nach seiner Insertionsstelle hin läuft der ursprünglich breite, platte Muskel spitz zu. Er funktioniert als Levator anguli oris.

k. M. mentalis (Fig. 2 *mmt*).

Über die Ableitung dieses Muskels vom Platysma schreibt Ruge [28, S. 276]: »Der M. mentalis stellt ein vom Platysma abzuleitendes, durch Aberration von dessen Fasern ganz selbständig gewordenes Gebilde dar.« Der Muskel ist aus tiefen Platysmabündeln entstanden, die am Kieferrand zur Insertion gelangten und sich später durch Kontinuitätstrennung vom Platysma loslösten. Aus dem anfangs paarigen Muskel ist durch Verflechtung ihrer Fasern ein einheitlicher Mentalis entstanden. Bei *Dasypus* ist er nur schwach entwickelt. Er beginnt an der vorderen Fläche des Unterkieferrandes und seine Fasern gelangen zur Haut des Kinnes und des medialen Lippenteiles. Die Wirkung besteht in der Beweglichkeit der Haut des Kinnes. Ein Zusammenhang mit dem Platysma ist bei *Dasypus* nicht mehr vorhanden.

B. M. sphincter colli und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. M. sphincter colli (Fig. 1 *sphc. ppsph*).

An der Ventralfläche des Halses stoßen wir bei *Dasypus* auf einen zarten, platten Muskel, der zusammen mit dem der Gegenseite entspringend von der Medianlinie mit steilen Fasern zum Gesicht zieht. Dies ist der Mutterboden der tieferen Lage der Gesichtsmuskulatur, der M. sphincter colli. In ursprünglicher Form erstreckt sich der M. sphincter colli nach RUGE als einheitliche Muskelplatte frei über die Kieferränder zum Gesicht, wo er zum Auge, dem Oberkieferknochen und den Lippen in Beziehung trat. Während sich die Bündel des Oberkiefers und der Lippen durch Erlangung neuer Insertionspunkte zu selbständigen Muskeln entwickelten, ist der M. sphincter colli bei *Dasypus* nur noch mit dem Auge in direkter Verbindung geblieben. Der größte Teil der Fasern ist jederseits am Unterkieferrande befestigt und nur einige Bündel erstrecken sich, bedeckt von der Portio superficialis des Platysma, zum Gesicht, wo sie sich unterhalb des M. orbicularis oculi ansetzen. Ich bezeichne diese Bündel als Pars palpebralis (Fig. 1 *ppsph*). Diese Pars palpebralis funktioniert als Depressor tarsi.

b. M. orbicularis oris (Fig. 2 *moor*).

Der M. orbicularis oris ist aus den Fasern des Sphincter colli entstanden, die sich in der Lippengegend ansetzten. Am Mundwinkel nahmen die Fasern allmählich einen mehr bogenförmigen Verlauf an und umzogen schließlich die Mundspalte ganz. Die Loslösung vom Mutterboden soll in der Weise geschehen sein, daß die unterhalb der Mundöffnung verlaufenden Fasern zur Haut der Unterlippe und des Kinnes aberrierten. (RUGE). Bei *Dasypus* ist der Muskel am Mundwinkel am kräftigsten ausgebildet und von hier strahlen die Fasern zur Seitenfläche der Nasenöffnung, zur Ober -und Unterlippe aus. Ferner stehen Bündel des M. orbicularis oris mit dem in die Lippen fortgesetzten M. buccinator durch aberrierende Fasern in Verbindung. Die große Beweglichkeit der Lippen und des Mundwinkels wird durch den M. orbicularis oris hervorgerufen.

c. M. caninus (Fig. 3 *mc*).

Aus Fasern des M. orbicularis oris, die am Maxillare ansetzten, ist nach RUGE der M. caninus entstanden. Die Insertionsstelle am Maxillare ist dann caudalwärts gewandert, bis die Fasern senkrecht in die Oberlippe einstrahlten. Da der M. caninus zum Teil vom M.

orbicularis oris bedeckt ist, muß er aus tiefen Bündeln dieses Muskels hervorgegangen sein. Der Ursprung liegt bei *Dasypus* in gleicher Höhe, jedoch rostral vom Foramen infraorbitale. Der kurze, aber starke Muskel zieht zur Oberlippe, wo seine Fasern in der Nähe des Mundwinkels inserieren. Sie verflechten sich hier mit dem M. buccinator. In seiner Funktion ist der M. caninus Levator des hinteren Abschnittes der Oberlippe.

d. M. nasalis (Fig. 2 *mn*).

Von aufwärts fortgesetzten Fasern des M. orbicularis oris leitet Ruge auch den M. nasalis ab. Er liegt seitlich der Nasenöffnung, und ist zwischen die Sehne des M. maxillo-labialis und die obere Sehne des M. levator labii superioris alaeque nasi eingefügt. Der Ursprung des Muskels liegt am Oberkieferknochen und die Fasern strahlen in die Haut des Nasenrückens aus. Kontraktion des Muskels ruft eine Verengerung der Nasenöffnung hervor.

e. M. maxillo-labialis (Fig. 1, 2 mm*l*).

Der M. maxillo-labialis ist bei *Dasypus* ein völlig selbständiger Muskel, der zu den andern Derivaten des Sphinctersystems keinerlei Beziehungen aufweist. Es ist daher unmöglich, den Weg anzugeben, welchen die Bildung des Muskels zurückgelegt hat. Über seine Ableitung vom Mutterboden läßt sich mit Sicherheit nur sagen, daß er als eine Bildung des M. caninus anzusehen ist, mit dem er nach Ruge bei den Prosimiern in direkter Verbindung steht. Als einer der kräftigsten Gesichtsmuskeln erstreckt er sich von der Lateralfläche des absteigenden Jochbogenastes fast parallel der Lippenspalte zur Schnauzenspitze. Seine breite Ursprungsstelle ist bedeckt vom M. zygomatico-labialis. Der starke, rundliche Muskel läuft in eine kräftige Sehne aus. Unter ihm tritt der N. infraorbitalis des Trigeminus aus dem gleichnamigen Foramen. Einseitig kontrahiert zieht der Muskel die Schnauze zur Seite und durch beiderseitige Kontraktion wird sie gehoben. Macalister [18] beschreibt bei *Chlamydophorus truncatus* einen Muskel, den er als den stärksten der Gesichtsmuskeln bezeichnet. Als Ursprung gibt er den absteigenden Teil des Jochbogens und die Seite des Nasenrückens an. Dieser Muskel scheint dem M. maxillo-labialis von *Dasypus* homolog zu sein.

f. M. buccinator (Fig. 2, 3 *mb*).

Über die Ableitung dieses Muskels schreibt Ruge [28, S. 307]: »[Der Muskel] ist von seinem Mutterboden zu sehr abgegliedert, als daß

eine genaue Geschichte von ihm hier gegeben werden könnte. Wir begnügen uns mit der Einsicht, Teile des Buccinator als in die Tiefe gerückte Bündel des Caninus betrachten zu können.« Der M. buccinator liegt unmittelbar auf der Schleimhaut der Wange und ist von zahlreichen Schleimdrüsen durchsetzt. Ferner wird er durchbohrt vom Ausführungsgang der Glandula parotis, dem Ductus parotideus (Fig. 2 *dp*). Der bei *Dasypus* einschichtige Muskel entspringt unter dem M. masseter am äußersten Teil des Alveolarfortsatzes beider Kiefer und an der rostralen Kante des aufsteigenden Unterkieferastes. Die Fasern zeigen einen longitudinalen Verlauf. Die mittleren heften sich am Mundwinkel an, während die seitlichen in die Ober- und Unterlippe einstrahlen. Dicht am Mundwinkel verschmilzt der M. caninus mit den Fasern des M. buccinator. Der Muskel bildet die Substanz der Wangen und verleiht ihnen ihre beträchtliche Ausdehnungsfähigkeit. Außerdem zieht er den Mundwinkel und die benachbarten Lippenteile zurück.

g. M. mandibulo-auricularis (Fig. 2 *mma*).

Es haben Zweifel bestanden, ob dieser Muskel überhaupt zur Facialismuskulatur zu rechnen sei. Ruge schreibt darüber folgendes [28, S. 308]: »Da niemals, trotz sorgfältiger Nachforschungen, Äste des Facialis zu diesem Muskel verfolgbar waren, so lag der Gedanke nahe, letzteren als ein in das Facialisgebiet nicht gehörendes Gebilde zu betrachten. Diese Ansicht wird vor allem dadurch unterstützt, daß bei einigen Formen Äste des Trigeminus (N. auriculo-temporalis) den Muskel im Ursprungsteile am Unterkiefer durchsetzen und hierbei Nervenfasern in ihn eindringen lassen.« Ruge kommt zu der Ansicht, daß der M. mandibulo-auricularis im Zusammenhang mit der Kaumuskulatur steht. Eine ähnliche Bemerkung findet sich ferner in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches [5, S. 683]: »Da er (M. mandibulo-auricularis) oft Beziehungen zum Masseter zeigt, wird er sich vielleicht als Kaumuskel herausstellen.« Schulmann hat dann durch seine Arbeit »Ein Beitrag zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie der Ohrmuskulatur [34]« den Beweis erbracht, daß der M. mandibulo-auricularis vom N. facialis versorgt wird, und zwar von einem Zweige, der sich hinter der Ohrmuschel ausbreitet, dem Ramus auricularis posterior. Der M. mandibulo-auricularis hängt also morphologisch mit dem postauriculären Facialisgebiete zusammen, von wo er nach vorn in den Gesichtsbereich verschoben ist. Der rundliche Muskel entspringt bei *Dasypus* am aufsteigenden Unterkieferaste,

ein wenig dorsal vom Processus angularis. Er ist zwischen dem M. masseter und dem knorpeligen Gehörgang eingeschaltet und zieht mit diesem zur Ohrmuschel, wo er sich an der Lateralfläche ansetzt. Die Funktion besteht im Herabziehen der Ohrmuschel.

C. Verbreitung des N. facialis im Gesicht. (Fig. 5.)

Als Nerven der Gesichtsmuskulatur kommen nur die Äste des Facialis nach dem Austritt aus dem Foramen stylo-mastoideum in Betracht. Die innerhalb des Schädels sich abzweigenden Äste, wie der N. stapedius und die Chorda tympani, werden an dieser Stelle folglich unberücksichtigt bleiben. Der N. facialis ist ursprünglich der Nerv des Hyoidbogens, in dessen Bereich auch das Platysma und der Sphincter colli zur Entwicklung kommt. Diese beiden Muskelschichten wachsen aufwärts und bilden durch zahlreiche Differenzierungen die gesamte Gesichtsmuskulatur. »Bei dieser Wanderung, sagt RABL [25, S. 223], nimmt das Platysma seinen Nerv mit und dieser wird von der Differenzierung, welche dasselbe im Gesicht und am Schädel erfährt, in Mitleidenschaft gezogen.« Der Nerv wird also im Gesicht in zahlreiche Äste zerteilt. Bei *Dasypus* tritt der N. facialis als äußerst kräftiger Stamm aus dem Schädel, umzieht den knorpeligen Gehörgang, um sich dann in seine Hauptäste aufzulösen. Gleich nach seinem Austritt geht ein feiner Nerv aufwärts hinter die Ohrmuschel zum M. auriculo-occipitalis und zu den benachbarten Platysmateilen. Ich bezeichne ihn als N. auricularis posterior (Fig. 5 *nap*). Durch die frühzeitige Abzweigung dieses Nerven erklärt RUGE den Weg der hinter das Ohr gewanderten Muskulatur. Der Stamm des N. facialis teilt sich in drei Hauptäste:

I. Ramus temporalis (Fig. 5 *rt*), der die Muskeln der Auricular- und Orbitalgegend versorgt,
II. Ramus maxillaris (Fig. 5 *rm*), der Ast des Oberkiefers,
III. Ramus mandibularis (Fig. 5 *rmd*), der Ast des Unterkiefers.

Ramus temporalis (Fig. 5 *rt*).

Schon frühzeitig, unterhalb des Ohres trennt sich dieser Ast vom Hauptstamm ab, um seinerseits wieder in zwei Nebenäste zu zerfallen. Der stärkere von ihnen geht unterhalb des Jochbogens zu den vorderen Ohr- und den Schläfenmuskeln als Ramus auriculo-temporalis (Fig. 5 *rat*). Der andere, schwächere Zweig, Ramus orbitalis (Fig. 5 *ro*), läuft aufwärts neben dem M. mandibolo-auricularis über den Joch-

bogen und versorgt hauptsächlich den M. orbicularis oculi. Einen Zusammenhang dieses Ramus orbitalis mit dem ihn begleitenden M. mandibulo-auricularis konnte ich nicht konstatieren.

Ramus maxillaris (Fig. 5 *rm*).

Dieser kann wegen seiner starken Entfaltung als eigentliche Fortsetzung des N. facialis angesehen werden. Er versorgt die gesamte Schnauzenmuskulatur des Oberkiefers. Der Nerv verläuft unterhalb der Mm. zygomatico-labialis, levator labii inferioris, levator labii superioris alaeque nasi und maxillo-labialis. Zu allen diesen Muskeln entsendet er Nervenzweige, außerdem einen starken Ramus buccinatorius (Fig. 5 *rb*) zum gleichnamigen Muskel und zum M. orbicularis oris. Der Hauptstamm des Ramus maxillaris geht weiter zur Schnauzenspitze, wo er den M. nasalis versorgt. Mit dem N. infraorbitalis des Trigeminus bildet der Ramus maxillaris die einzige bei *Dasypus* gefundene Anastomose des N. facialis (Fig. 5 *ra V*).

Ramus mandibularis (Fig. 5 *rmd*).

Am rostralen Rande des M. masseter trennt sich der Ramus mandibularis ab und zieht durch die Glandula buccalis zum Unterkiefer. Während seines Verlaufes durch die Glandula entsendet der Nerv einen zarten Ast abwärts zum M. sphincter colli. Der Ramus mandibularis versorgt den Unterlippenteil des M. orbicularis oris, den M. levator labii inferioris, und in der Kinngegend geht ein Ast abwärts zum M. mentalis.

b. Tatusia novemcincta (Fig. 6—9).

Meine Untersuchungen erfolgten an vier in Spiritus gut konservierten Köpfen von *Tatusia novemcincta*.

Vorausschicken möchte ich, daß bei *Tatusia* unmittelbar unter der Haut ein Sphincter colli superficialis vorhanden ist, der sich zum größten Teil über den ventralen Halsteil erstreckt und nur mit seinen am weitesten rostral verlaufenden Fasern durch Anheftung an der Ohrmuschel zum Gesicht in Beziehung tritt. Der Muskel scheint ein echter Sphincter zu sein, da seine Bündel ohne Unterbrechung von der einen Kopfseite ventralwärts zur anderen verlaufen. Leider muß ich von einer genaueren Schilderung dieses Muskels absehen, da mir von *Tatusia* nur Köpfe zur Verfügung standen, die so kurz abgeschnitten waren, daß ich nur einige Faserbündel dieses Muskelzuges verfolgen konnte.

A. Platysma myoides und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. Platysma myoides (Fig. 6 *pzpl*).

Das Platysma ist bei *Tatusia* weit weniger differenziert, als bei *Dasypus*. Man findet jederseits nur einen Muskelstrang, der allerdings um so kräftiger ausgebildet ist. Durch Anheftung am Skelet hat das Platysma seinen eigentlichen Charakter als Hautmuskel aufgegeben. Der restierende Strang entspringt am absteigenden Aste des Jochbogens ein wenig lateral vom Orbitalrande. Ich bezeichne diesen Teil des Platysma als Portio zygomatica (Fig. 6 *pzpl*). Dieselbe entspricht genau der gleichnamigen Portion bei *Dasypus*. Der Muskel ist am lateralen Rande des Brustpanzers angeheftet. Hier zeigt er seine stärkste Entfaltung und reicht dorsal bis dicht unter die Ohrmuschel. Diese Portio zygomatica ist zum Teil bedeckt von dem oben erwähnten Sphincter colli superficialis. Die Funktion des Muskels besteht im Emporziehen des Kopfes und bei einseitiger Kontraktion in einer seitlichen Bewegung desselben.

b. M. auriculo-occipitalis (Fig. 6, 7, 8 *mao*, *map*).

Der M. auriculo-occipitalis, welcher sich, wie bei *Dasypus* erwähnt ist, vom Nackenteil des Platysma ableiten läßt, hat bei *Tatusia* durch Reduktion des postauriculären Platysma den Zusammenhang mit dem Mutterboden verloren und sich zu einem selbständigen Muskel entwickelt. Er ist kräftig ausgebildet und hat seine Lage zwischen und hinter den Ohrmuscheln. Die stärkere interauriculäre Portion entspringt von einem medialen Sehnenstreifen, von wo die Fasern in transversaler Richtung zum Ohr laufen und an der Medialfläche inserieren. Dieser Teil des M. auriculo-occipitalis ist bedeckt von der Portio auricularis des M. orbito-auricularis (Fig. 8 *moa pau*) und funktioniert als Adductor. Die postauriculäre Portion, welche deutlich von der vorigen geschieden ist, weist zwei Schichten auf. Die obere entspringt in der Mittellinie von dem oben erwähnten Sehnenstreifen, während die stärkere, tiefe Lage an der Crista occipitalis externa ihren Ursprung findet. Eine kurze Strecke sind beide Portionen vereinigt, dann aber biegt die schwächere, oberflächliche rostralwärts ab und ist an der Medialfläche des Ohrknorpels angeheftet, oberhalb der Insertionsstelle der interauriculären Portion. Der tiefer gelegene Teil endet an der Caudalfläche des Ohres neben dem M. mandibulo-auricularis. Ich bezeichne ihn als M. auricularis posterior (Fig. 8 *map*). Bei Kontraktion zieht die oberflächliche Portion das Ohr nach oben und

hinten, während der M. auricularis posterior eine Drehung desselben hervorruft.

c. M. orbicularis auriculae (Fig. 8 *mora*).

Dieser zarte, dünne Muskel bildet bei *Tatusia* noch weniger einen Ringmuskel, als bei *Dasypus*. Er liegt an der Medialfläche der Ohrmuschel, wo er über der Ansatzstelle des M. auriculo-occipitalis verläuft, und zwar der interauriculären Portion. Rostral und ventral umzieht er die Ohrmuschel und inseriert an ihr oberhalb des knorpeligen Gehörganges. Nach Lage und Faserverlauf möchte ich den Muskel bei *Tatusia* von der oberflächlichen Lage der postauriculären Portion des M. auriculo-occipitalis ableiten. Als Funktion schreibe ich dem Muskel eine Bewegung der Ohrmuschelflächen gegeneinander zu.

d. M. orbito-auricularis (Fig. 6, 7, 8 *moapau*, *moapo*).

Bei *Tatusia* zeigt dieser Muskel insofern ein besonderes Verhalten, als er aus zwei Teilen besteht, deren ursprünglicher Zusammenhang aufgegeben ist. Man kann eine Portio orbitalis (Fig. 6 *moapo*) und eine Portio auricularis (Fig. 6, 7, 8 *moa pau*) unterscheiden. Die kurze, aber wohlentwickelte Portio orbitalis entspringt, bedeckt vom M. orbicularis oculi, am Supraorbitalrande. Die Fasern laufen in schräger Richtung nach oben und hinten und inserieren an der Seitenfläche des Kopfschildes. Der Muskel liegt über dem M. temporalis und funktioniert als Protractor des Kopfschildes. Die bogenförmige Ursprungsstelle der ziemlich feinen Portio auricularis liegt am Kopfpanzer vor der Ohrmuschel. Von hier strahlen die Fasern jederseits radial in das Ohr ein (Fig. 8 *moa pau*). Zwischen den Ohren nehmen die Fasern eine transversale Richtung an und verwachsen mit dem Muskel der Gegenseite. Sie bilden so eine unpaare Quermuskelplatte. Diese interauriculäre Portion richtet das Ohr auf, während die vom Kopfschild in das Ohr einstrahlenden Fasern dieses nach vorn ziehen. Die Zusammengehörigkeit der Portio orbitalis und der Portio auricularis läßt sich durch vergleichende Betrachtung mit den bei *Dasypus* gefundenen Zuständen erkennen, wo ein einheitlicher M. orbito-auricularis vorhanden ist. Der Grund der Trennung ist bei *Tatusia* wohl in dem Umstande zu suchen, daß durch Verlagerung der Ohren auf das Occipitale die Entfernung vom Orbitalrande zum Ohr bedeutend größer ist, als bei *Dasypus*. Oberflächliche Fasern der dünnen, langgestreckten Portio auricularis haben sich am Kopfschild befestigt und durch Verschiebung dieser Ansatzstelle nach dem Ohre zu und Ver-

schmelzung mit dem Muskel der Gegenseite, ist die selbständige Portio auricularis entstanden.

e. M. orbicularis oculi (Fig. 6 *mooc*).

Wie bei *Dasypus* angegeben wurde, ist dieser Muskel aus oberflächlichen, kreisförmig aberrierenden Muskelbündeln des M. auriculolabialis superior entstanden. Als wohlentfalteter Muskel um die Lidspalte ziehend, bedeckt er auch bei *Tatusia* den Ursprung des aus tiefen Fasern desselben Materials hervorgegangenen M. orbito-auricularis, und zwar den seiner Orbitalportion. Am unteren Augenlid zieht er über die Insertionsstelle der Pars palpebralis des M. Sphincter colli (Fig. 6 *ppsph*). Am medialen Augenwinkel ist der Verlauf des Muskels durch das Ligamentum palpebrale unterbrochen. Die Funktion des Muskels besteht im Schließen der Augenlider.

f. M. levator labii superioris alaeque nasi (Fig. 6, 7 *mlls*).

Der M. levator labii superioris alaeque nasi entstammt bekanntlich dem M. orbicularis oculi. Die Ursprungsstelle am Jochbogen hat sich im Vergleich zu *Dasypus* um ein beträchtliches Stück caudalwärts verschoben bis fast zu der Stelle, an welcher sich der Arcus zygomaticus mit dem Jochfortsatz des Squamosum vereinigt. Der anfangs schwache und einheitliche Muskel nimmt bald bedeutend an Masse zu und teilt sich in zwei gleichstarke Portionen, eine mehr superficielle, ventral verlaufende und eine tiefere dorsale Portion. Die beiden Teile des Muskels ziehen neben dem M. maxillo-labialis über den M. masseter und M. buccinator und sind am Mundwinkel vom M. zygomatico-labialis bedeckt. Hier laufen beide Portionen in starke Sehnen aus. Die Sehne der ventral gelegenen Portion zieht durch die Oberlippe zur Schnauzenspitze und die der andern geht parallel zu ihr zur Seitenfläche des Nasenflügels. Die Funktion des Muskels ist in seinem Namen ausgedrückt.

g. M. levator labii inferioris.

Ein besonderer Levator labii inferioris, wie bei *Dasypus* ist bei *Tatusia* nicht vorhanden. Die Funktion dieses Muskels wird von einigen abgesonderten Buccinatorbündeln ausgeübt, bei dessen Beschreibung ich auf diese Verhältnisse zurückkommen werde.

h. M. zygomatico-labialis (Fig. 6 *mzl*).

Der kräftige, platte Muskel entspringt am Jochbogen und zwar an dessen unterem und medialem Orbitalrande. Während seines Verlaufes sich allmählich verschmälernd, inseriert er in der Oberlippe un-

mittelbar am Mundwinkel. Der Muskel liegt direkt unter der Haut und in seiner Funktion ist er ein Levator anguli oris. Zu der bei *Dasypus* geschilderten Entwicklung dieses Muskels möchte ich hinzufügen, daß die bei *Tatusia* gefundenen Zustände als die ursprünglicheren zu bezeichnen sind, da hier die Ursprungsstelle am Arcus zygomaticus mehr unterhalb der Orbita gelegen ist und sich die Fasern bei der Entstehung hier wohl zuerst angeheftet haben und erst später am medialen Orbitalrande emporgewandert sind.

B. M. sphincter colli und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. M. sphincter colli (Fig. 6 *sphc, ppsph*).

Der an der Ventralfläche des Halses gelegene M. sphincter colli ist bei *Tatusia* kräftig entwickelt, allerdings in seiner Ausdehnung auf einen kleinen Bezirk des Halses beschränkt. Von der Medianlinie des Halses steigen die Fasern jederseits mit steilen Fasern über den Kieferrand zum Gesicht empor. Die Fasern strahlen zum Teil in der Haut der Wangen aus, zum Teil treten sie in Beziehung zum Auge und zur Mundöffnung. So geht ein feiner Muskelstreif zum unteren Augenlid, wo er unterhalb des M. orbicularis oculi inseriert. Ich bezeichne ihn als Pars palpebralis (Fig. 6 *ppsph*). Die vorderen Fasern heften sich, indem sie mehr und mehr umbiegen, in der Gegend des Mundwinkels an. Die Pars palpebralis zieht das untere Augenlid abwärts und die zum Mundwinkel ausstrahlenden Fasern funktionieren als Retractor anguli oris.

b. M. orbicularis oris (Fig. 7 *moor*).

Der aus tiefen Fasern des M. sphincter colli hervorgegangene M. orbicularis oris ist am Mundwinkel von Fasern des M. buccinator derartig durchflochten, daß man bei *Tatusia* diese beiden Muskeln nicht scharf zu trennen vermag. Der M. buccinator bildet gleichsam eine tiefe Lage des M. orbicularis oris. Eine Trennung der beiden Muskeln tritt nur am Mundwinkel deutlich hervor, wo der M. orbicularis oris als hervortretender Wulst sich abhebt. Von hier gelangen die Fasern, bald durchflochten von Buccinatorbündeln zur Unter- und Oberlippe und zur Seitenfläche der Nasenöffnung. Den Lippen verleiht der Muskel ihre Beweglichkeit und ferner veranlaßt er eine Vergrößerung der Nasenöffnung, indem er den Nasenflügel zur Seite zieht.

c. M. nasalis (Fig. 7 *mn*).

Zwischen den Sehnen des M. maxillo-labialis und der dorsalen Portion des M. levator labii superioris alaeque nasi liegt ein völlig

selbständiger, schwacher Muskel, der dem vom M. sphincter colli stammenden M. nasalis bei *Dasypus* entspricht. Er entspringt am Nasale und seine Fasern laufen in dorso-ventraler Richtung abwärts. Insertionsstelle des Muskels ist die Haut des Nasenflügels, dessen Beweglichkeit der Muskel veranlaßt.

d. M. maxillo-labialis (Fig. 6, 7 *mml*).

Bezüglich der Ableitung dieses Muskels stößt man auf gewisse Schwierigkeiten, da bei *Tatusia* der M. caninus fehlt, von dem nach Ruge der M. maxillo-labialis stammt. Meiner Ansicht nach ist der Entwicklungsgang dieses Muskels so zu erklären, daß entweder das ganze Material des M. caninus zu der Bildung des M. maxillo-labialis verbraucht wurde, oder es ist später zu einer völligen Reduktion des M. caninus gekommen, oder endlich — und zu der Erklärung neige ich am meisten — der M. maxillo-labialis hat sich direkt aus dem M. orbicularis oris gebildet, ohne daß es dabei zur Anlage eines M. caninus gekommen ist. Gegen die erste Annahme spricht die Erfahrung, daß bei der Neubildung eines Muskels stets Teile der Mutterschicht bestehen bleiben. Für die zweite Ansicht muß man in Betracht ziehen, daß der M. caninus bei *Dasypus* ausgebildet ist, jedoch erscheint es mir unmöglich, das ein funktionell wichtiger Muskel, wie der M. caninus, der Reduktion unterliegt. Meiner Ansicht nach hat sich der Muskel bei *Tatusia* in folgender Weise direkt aus dem M. orbicularis oris gebildet. Aberrierende Fasern der am weitesten dorsal ziehenden Bündel haben sich an ihrer Unterlage, also am Maxillare, oberhalb des Mundwinkels angesetzt. Durch die selbständige, kräftige Wirkung auf die Schnauzenspitze nahmen diese Bündel bedeutend an Masse zu und die Ursprungsstelle verschob sich caudalwärts auf den Jochbogen. Daß gerade die Schnauzenmuskulatur bei starker Funktion das Bestreben hat, ihre Ursprungsstelle mehr caudal zu verlegen, zeigt uns der rückwärts bis auf das Occipitale verlagerte Ursprung der entsprechenden Muskulatur bei *Talpa europaea*. Der M. maxillo-labialis ist bei *Tatusia* der kräftigste der Gesichtsmuskeln. Er entspringt dorsal neben dem M. levator labii superioris alaeque nasi am Zygomaticum. Der an seinem Ursprung schwache Muskel schwillt bald zu einem starken, rundlichen Muskelbauch an. Anfangs läuft er neben dem M. levator labii superioris alaeque nasi unterhalb der Orbita und geht bald in eine lange starke Sehne über, die sich an der Dorsalfläche der knorpeligen Schnauzenspitze ansetzt. Der Muskel verläuft über den Arcus zygomaticus, der bei *Tatusia* die Form einer Knochenlamelle

hat und am Infraorbitalrande mit einer scharf vorspringenden Leiste versehen ist. Diese Crista setzt sich auf das Maxillare fort und der M. maxillo-labialis verläuft hier wie dort unmittelbar unter derselben. Es liegt daher die Vermutung nahe, der Zug des äußerst kräftigen Muskels habe diese Ausbildung des Jochbogens, besonders das scharfe Vorspringen der Knochenleiste bedingt. Der Muskel bedeckt das Foramen infraorbitale. Er ist der Hauptmuskel der äußerst beweglichen Schnauzenspitze.

e. M. buccinator (Fig. 7 *mb*).

Obwohl es, wie bei *Dasypus* erwähnt, nicht mehr möglich ist, genau den Weg anzugeben, wie sich der M. buccinator vom Mutterboden abgegliedert hat, so kann man ihn doch unzweifelhaft als einen Abkömmling der Orbicularis oris Gruppe ansehen. Diese Annahme erscheint um so berechtigter, wenn man den engen Zusammenhang dieser beiden Muskeln bei *Tatusia* ins Auge faßt. Der auf der Schleimhaut der Wange liegende, kräftige M. buccinator entspringt unter dem M. masseter an der hintersten Partie der Alveolarfortsätze des Ober- und Unterkiefers und seine Fasern verlaufen in longitudinaler Richtung zur Gegend des Mundwinkels. Von Schleimdrüsen und vom Ausführungsgang der Glandula parotis ist der Muskel durchsetzt. Die mittlere Portion inseriert am Mundwinkel, bedeckt vom M. orbicularis oris, die oberen Bündel verflechten sich mit denen des M. orbicularis oris. Ebenso verhalten sich die in die Unterlippe einstrahlenden Bündel, nur sondert sich ein Teil der am weitesten ventral verlaufenden Fasern vom eigentlichen M. buccinator als besonderer kleiner Muskel ab, der sich durch eine lange Sehne in der Kinngegend anheftet. Diese Bündel wirken als Levator labii inferioris. Der M. buccinator bildet die Hauptmasse der Wangen und verleiht ihnen die große Ausdehnungsfähigkeit.

f. M. mandibulo-auricularis (Fig. 6, 7 *mma*).

Der Ursprung dieses bei *Tatusia* äußerst kräftigen Muskels liegt am aufsteigenden Unterkieferaste zwischen Processus angularis und Processus condyloideus und zwar an der Lateralfläche. Indem er den knorpeligen Gehörgang umschließt, gelangt er mit diesem zu den nach hinten auf das Occipitale gelagerten Ohrmuscheln. Die Hauptmasse des Muskels inseriert an der Lateralfläche des Ohres und nur wenige Bündel setzen an der Vorder- und Rückenfläche an. In seiner Funktion ist der Muskel Depressor der Ohrmuschel.

C. Verbreitung des N. facialis im Gesicht. (Fig. 9.)

Nachdem der N. facialis den Schädel durch das Foramen stylomastoideum verlassen hat, entsendet er einen zarten Nervenast aufwärts hinter die Ohrmuschel zum M. auriculo-occipitalis, den ich als N. auricularis posterior bezeichne. Der Stamm des N. facialis geht durch die Glandula parotis und zerfällt in seine drei Hauptäste.

I. Ramus temporalis (Fig. 9 *rt*),
II. Ramus maxillaris (Fig. 9 *rm*),
III. Ramus mandibularis (Fig. 9 *rmd*).

I. Ramus temporalis.

Nach dem Verlauf des N. facialis durch die Glandula parotis trennt sich am caudalen Rande des M. masseter als erster Hauptzweig der Ramus temporalis ab, welcher selbst nach kurzer Zeit in folgende Endäste sich auflöst:

a. ein feiner Nerv, der zur Portio zygomatica des Platysma geht,
b. ein starker, über den Jochbogen verlaufender Zweig, der fast rechtwinklig abbiegt, um die Portio orbitalis des M. orbito-auricularis und den M. orbicularis oculi zu versorgen. (Ramus orbitalis, Fig. 9 *ro*).
c. ein Nerv, welcher die eigentliche Fortsetzung des Ramus temporalis bildet. Dieser läuft eine kurze Strecke neben dem M. mandibulo-auricularis, gabelt sich bald und sendet einen Zweig über den M. mandibulo-auricularis zu den hinteren Ohrmuskeln und einen anderen aufwärts zur Portio auricularis des M. orbito-auricularis und zur Interauriculargegend. (Ramus auriculo-temporalis, Fig. 9 *rat*).

II. Ramus maxillaris.

Der Hauptstamm des N. facialis geht neben dem Ductus parotideus über den M. masseter und teilt sich an dessen vorderem Rande, kurz vor der Glandula buccalis, in seine beiden Äste, den Ramus maxillaris und den Ramus mandibularis. Der stärkere von ihnen ist der Ramus maxillaris und dieser kann daher als eigentliche Fortsetzung des Hauptstammes angesehen werden. Der Nerv verläuft in der Tiefe unter den Mm. levator labii superioris alaeque nasi, maxillo-labialis und zygomatico-labialis. Er versorgt die Muskeln zwischen Lid- und Lippenspalte. Zwischen den Sehnen des M. maxillo-labialis und des M. levator labii superioris alaeque nasi zieht er zur Schnauzenspitze, wo er einen feinen Ast zum M. nasalis entsendet.

Außerdem gehen feine Nerven zum Oberlippenteil des M. orbicularis oris.

III. Ramus mandibularis.

Bevor dieser Zweig in die Glandula buccalis eintritt, schickt er einen verästelten Nerven abwärts zum M. sphincter colli. In der Glandula buccalis zweigt sich der Ramus buccinatorius (Fig. 9 *rb*) ab zum gleichnamigen Muskel. Der Ramus mandibularis gelangt zum Unterkiefer und versorgt die Unterlippe und die Kinngegend.

Anastomosen des N. facialis mit dem Trigeminus konnte ich bei *Tatusia* nicht auffinden.

II. Myrmecophagidae.

Tamandua tetradactyla (Fig. 10—13).

Das Material für die folgenden Untersuchungen bestand in drei Köpfen ausgewachsener Exemplare von *Tamandua tetradactyla*. Die Köpfe waren in Spiritus konserviert und gut erhalten.

A. Platysma myoides und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. Platysma myoides (Fig. 10 *pl*).

Nach Entfernung des Felles fällt sofort die schwache Entwicklung des Platysma auf, das jederseits als zarter Strang in longitudinaler Richtung unterhalb des Ohres zur Schnauze verläuft. Da mir nur Köpfe zur Verfügung standen, konnte ich nicht feststellen, wo dieser Muskelstreif bei *Tamandua* zuerst selbständig hervortritt. Nach OWEN, der in seiner Arbeit "On the Anatomy of the Great Anteater" [23] diesen Platysmastreif bei *Myrmecophaga jubata* beschreibt, entsteht er am unteren, vorderen Teile der großen Glandula subpectoralis. OWEN bezeichnet ihn als »Dermolabialis posticus« im Gegensatz zu einem anderen kürzeren Muskelzug des Platysma, ventralwärts vom vorigen verlaufend, den er »Dermolabialis anticus« nennt. Bei *Tamandua* fand ich jedoch nur einen dem Dermolabialis posticus entsprechenden Strang, der in zwei aponeurotisch zusammenhängende Portionen zerfällt. Der hintere Teil verläuft ventralwärts der Ohrmuschel auf der Glandula parotis. Er besteht aus ziemlich locker vereinigten Muskelbündeln, die allmählich in der Infraorbitalgegend in eine Aponeurose auslaufen. Einige feine Bündel trennen sich unterhalb der Ohrmuschel ab, umziehen diese rostralwärts, um sich an der Rostralfläche des Ohrknorpels anzusetzen. Die vordere Portion des Platysma hat den Charakter eines selbständigen Muskels angenommen. Noch unterhalb der Orbita

treten die Fasern aus der oben erwähnten Aponeurose zutage und verlaufen, sich langsam verschmälernd, zum Mundwinkel. Hier inserieren sie in der tiefen Schicht des M. orbicularis oris. Die beide Portionen verbindende Aponeurose liegt also unterhalb der Orbita. Nach OWEN verschmilzt bei *Myrmecophaga jubata* der Dermolabialis posticus mit den Fasern einer Accessoriusportion des M. orbicularis oris, während der bei *Tamandua* nicht ausgebildete Dermolabialis anticus im eigentlichen M. orbicularis oris inseriert. SCHULMANN bezeichnet in seiner Arbeit »Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen« [33] bei *Tamandua* nur die hintere Portion als eigentliches Platysma, während er die vordere als besonderen Muskel bezeichnet. Er nennt ihn M. auriculo-labialis superior, der jedoch mit dem von mir erwähnten Muskel gleichen Namens nicht identisch ist. Der Platysmastrang bewirkt die Beweglichkeit der Haut in der Ohr- und Infraorbitalgegend, außerdem zieht der vordere Abschnitt den Mundwinkel zurück.

b. M. auriculo-occipitalis (Fig. 12 *mao*).

Wir finden bei *Tamandua* den M. auriculo-occipitalis in keinem Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Platysma. Als dünne, zweischichtige Muskelplatte liegt er zwischen und hinter den Ohrmuscheln. Die oberflächliche Schicht tritt aus einer in der Mittellinie des Occipitale ausgebildeten epicranialen Fascie hervor. Die hinter den Ohren entspringenden Muskelfasern ziehen in schräger Richtung zur Muschel, während die Fasern zwischen den Ohren einen transversalen Verlauf zeigen und am unteren Teile der Medialfläche des Ohrknorpels sich ansetzen. Die postauriculären Bündel haben sich vom eigentlichen M. auriculo-occipitalis freigemacht und inserieren als besonderer Strang oberhalb der interauriculären Portion an der Medialfläche. Diese letztere ist rostral zum Teil überlagert vom M. auricularis superior (Fig. 12 *mas*). In ihrer Funktion richtet sie das Ohr auf und der postauriculäre Strang zieht es nach oben und hinten.

Die zweite Schicht des M. auriculo-occipitalis ist in der Weise entstanden, daß tiefe Bündel des ursprünglich einheitlichen Muskels an ihrer Unterlage, der Linea nuchae superior, sich ansetzten und selbständig wurden. Ich bezeichne diese Schicht als M. auricularis posterior (Fig. 12 *map*). Der Muskel ist von schmaler, gestreckter Form, und seine Fasern ziehen transversal zu der Ohrmuschel, wo sie sich am unteren Teile der Caudalfläche befestigen. Der Zug des Muskels richtet das Ohr auf und bewirkt ferner eine Drehung. OWEN hat

bei *Myrmecophaga jubata* die Ohrmuskeln kurz beschrieben. Er erwähnt einen vom Occiput kommenden Retractor, welcher bei *Tamandua* der oberflächlichen Schicht entspricht, und einen tiefer gelegenen Muskel, der am unteren und äußeren Teil des Ohrknorpels inseriert. Letzterer ist wohl dem M. auricularis posterior von *Tamandua* homolog.

c. M. orbicularis auriculae (Fig. 10 *mora*).

Der M. orbicularis auriculae ist bei *Tamandua* als feiner, platter Muskelstrang vorhanden, der sich hauptsächlich über die Caudalfläche der Ohrmuschel erstreckt. Hier beginnt er dicht neben der Insertionsstelle des oben beschriebenen M. auricularis posterior und verläuft oberhalb der Ansatzstelle des Auricularteiles des M. sphincter colli am Ohrmuschelrande zum lateralen Teile des Ohrknorpels. Er endet dort an der Incisura helicis neben dem M. mandibulo-auricularis. Nach Ruge besteht die Funktion des Muskels in einer Streckung der hinteren Conchalfläche, wodurch der Ohreingang erweitert wird.

d. M. helicis (Fig. 10 *mh*).

Als selbständiger feiner Muskel liegt der M. helicis dem äußeren Rande der Helix auf. Er entspringt am unteren Drittel der Helixfläche und zieht abwärts, um sich am knorpeligen Gehörgang anzusetzen. Dieser kleine Muskel scheint ebenfalls zur Erweiterung des Ohreinganges beizutragen.

e. M. orbito-auricularis (Fig. 10, 12 *moa*).

Owen bezeichnet bei *Myrmecophaga jubata* einen Muskelzug, der sich vom Auge zum Ohr erstreckt, als Protractor auriculae. Ohne Zweifel entspricht er dem M. orbito-auricularis von *Tamandua*. Der dünne, platte Muskel, welcher bekanntlich einem primitiven Platysmastrang, dem M. auriculo-labialis superior, seine Entstehung verdankt und zwar dessen tiefen Fasern, beginnt zum Teil in der Supraorbitalgegend, ferner auch mit schwächeren Bündeln unterhalb des distalen Augenwinkels. Jedoch scheint der Ursprung dieser Infraorbitalbündel zu variieren, da sie bei einem von mir untersuchten Exemplar rostral bis zum medialen Augenwinkel zu verfolgen waren. Die Supra- und Infraorbitalbündel vereinigen sich bald und laufen über die starke Temporalisfascie zur rostralen Fläche des Ohrknorpels. Hier gelangen sie zur Insertion und wirken als Protractor.

f. M. auricularis superior (Fig. 12 *mas*).

Dieser Muskel hat seine Lage zwischen den Ohrmuscheln. Von derselben epicranialen Fascie entspringend, wie der M. auriculo-occipi-

talis, zieht der dünne, schwache Muskel in transversaler Richtung zum Ohr. Seine Insertionsstelle liegt über der des M. orbito-auricularis. Wie bereits an früherer Stelle auseinandergesetzt ist, leitet Ruge den M. auricularis superior aus oberflächlichen Fasern des M. orbito-auricularis ab. Durch die höher gelegene Insertionsstelle des M. auricularis superior bei *Tamandua* wird die Ansicht Ruges bestätigt. Kontraktion des Muskels richtet das Ohr auf.

g. M. orbicularis oculi (Fig. 10 *mooc*).

Der M. orbicularis oculi, welcher aus demselben Material entstanden ist, wie die beiden zuletzt beschriebenen Muskeln, nämlich aus dem M. auriculo-labialis superior, umzieht nach Art eines Sphincters die Lidspalte. Bei *Tamandua* ist er gut entwickelt und zeigt eine mehr elliptische Gestalt. Der Muskel dehnt sich über das obere und untere Augenlid aus und ist scharf begrenzt. Am medialen Augenwinkel ist der Faservenlauf durch das Ligamentum palpebrale unterbrochen. Hier aberrieren einige Fasern dorsal zur Stirnregion und ventral zur Infraorbitalgegend. Bei einem von mir untersuchten Kopfe bestand ein Zusammenhang dieser aberrierenden Fasern mit dem M. orbito-auricularis. Ein deutlicher Beweis für die enge Zusammengehörigkeit dieser beiden Muskeln! Die Funktion des M. orbicularis oculi bewirkt das Schließen und Öffnen der Lidspalte.

h. M. levator labii superioris alaeque nasi (Fig. 10, 11 *mlls*).

Alle zum Platysmasystem zu zählenden Schnauzenmuskeln haben ihre Ursprungsstelle an dem bei den Myrmecophagiden unvollständigen Jochbogen. Dieser erreicht den kurzen Jochfortsatz des Squamosum nicht und artikuliert nur mit dem Processus zygomaticus des Maxillare. Der M. levator labii superioris alaeque nasi entspringt an der rostralen Kante des Zygomaticum und ist bedeckt vom M. zygomatico-labialis und M. levator labii inferioris. Der kräftige Muskel teilt sich gleich nach seinem Ursprunge in zwei fast gleichstarke Portionen, die beide in schlanke, rundliche, lange Sehnen auslaufen. Owen betrachtet die beiden Teile des M. levator labii superioris alaeque nasi als zwei verschiedene Muskeln. Die Sehne der mehr ventral gelegenen Portion verläuft über den M. orbicularis oris zur Schnauzenspitze und die des dorsalen Abschnittes zur Seitenfläche des Nasenflügels. Schnauzenspitze und Nasenflügel werden durch den Muskel seitwärts gezogen, zugleich wird die Oberlippe gehoben und die Nasenöffnung vergrößert.

i. M. levator labii inferioris (Fig. 10 *mlli*).

Der M. levator labii inferioris zeigt bei *Tatusia* eine kräftige Ausbildung und liegt von den Schnauzenmuskeln am weitesten ventral. Nach Lage, Ursprung und Verlauf scheint er, wie der Levator der Oberlippe, ein Abkömmling des M. orbicularis oculi zu sein, jedoch ist ein direkter Zusammenhang mit diesem bei *Tamandua* nicht mehr zu konstatieren. Er entspringt vom Zygomaticum, ein wenig caudalwärts vom M. levator labii superioris alaeque nasi, dessen Ursprung er bedeckt. Die Sehne des Muskels durchdringt den M. orbicularis oris, dessen Fasern sich am oberen und unteren Rande derselben ansetzen, und inseriert am Mundwinkel in der Unterlippe, als deren Levator er funktioniert. Kurz bevor die Sehne in den M. orbicularis oris eindringt, ist an ihr die vom M. buccinator externus stammende Accessoriusportion (Fig. 10 *ma*) befestigt, die ich bei der Schilderung des M. buccinator ausführlicher behandeln werde. Owen erwähnt den M. levator labii inferioris bei *Myrmecophaga jubata*.

k. M. zygomatico-labialis (Fig. 10 *mzl*).

Dieser Muskel steht in enger Beziehung zu den oben erwähnten Mm. orbito-auricularis und orbicularis oculi, da er als der restierende Teil ihres Mutterbodens, des M. auriculo-labialis superior, anzusehen ist. Unmittelbar unter der Haut gelegen zieht er in schräger Richtung vom Jochbogen zum Mundwinkel. Ventral neben ihm verläuft der M. levator labii inferioris. Die starke Sehne des M. zygomatico-labialis zieht über den M. orbicularis oris. Owen und Schulmann bezeichnen ihn nach seiner Funktion als Retractor anguli oris. Er bedeckt zum Teil den Ursprung des M. maxillo-labialis und den M. levator labii superioris alaeque nasi.

B. M. sphincter colli und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. M. sphincter colli (Fig. 10 *sphc*).

Wie auch Schulmann festgestellt hat, ist bei *Tamandua tetradactyla* ein M. sphincter colli superficialis nicht vorhanden. Die tiefe Schicht des M. sphincter colli zeigt eine nur schwache Entfaltung. Die Bündel treten, wie Owen auch bei *Myrmecophaga jubata* [23] beschreibt, in Form dünner, transversaler Muskelstreifen zutage und werden von Owen als »Dermogulares« bezeichnet. Die einzelnen Bündel laufen bei *Tamandua* in mehr oder weniger großen Abständen voneinander, ziehen über den M. depressor mandibulae und den M. mylohyoideus und sind ventral bis fast zur Mittellinie des Halses

verfolgbar. Jedoch konnte ich hier eine Verflechtung der beiderseitigen Fasern, wie man es von einem Sphincter erwarten sollte, nicht feststellen. Man kann deutlich einen Auricular- und Infraorbitalteil des Muskels unterscheiden. Die stärkere Auricularportion wird aus zahlreichen, anfangs getrennt verlaufenden Bündeln gebildet, die allmählich unterhalb der Ohrmuschel zusammenlaufen und als einheitlicher Muskel an der Caudalfläche des Ohrknorpels, unterhalb des M. orbicularis auriculae (Fig. 10 *mora*) inserieren. Dieser Auricularteil wird von dem über ihn verlaufenden Platysmastrang gekreuzt. Die Infraorbitalportion besteht nur aus einzelnen, scharf gesonderten Bündeln, die teils an der ventralen Seite des Platysmastranges, teils in der Haut der Infraorbitalgegend ansetzen. SCHULMANN schreibt über die Insertion folgendes: [33, S. 40] Ein paar Bündel »setzen sich am Ventralrande eines Platysmabündels fest; die meisten Bündel aber (die hintersten) biegen sich medialwärts um das kreuzende Platysmabündel. Bei demselben Tiere können also innerhalb derselben Portion des Sphincter colli einige Bündel sich zu einer tieferen Lage einsenken, andere oberflächlich verbleiben.« Die Funktion des M. sphincter colli steht nach OWEN in Beziehung zu der gut entwickelten Kehle, außerdem wirkt die Portio auricularis als Depressor der Ohrmuschel.

b. M. orbicularis oris (Fig. 10 *moor*).

Der M. orbicularis oris besteht bei *Tamandua* aus zwei Schichten. Die oberflächliche entstammt, wie früher gezeigt, direkt dem M. sphincter colli, während die tiefere Lage nach SCHULMANN aus fortgesetzten Buccinatorbündeln besteht. Der Verlauf der oberflächlichen Schicht ist am Mundwinkel durch die eingefügte Sehne des M. levator labii inferioris (Fig. 10 *mlli*) unterbrochen. Die Fasern in der Nähe der Mundspalte umziehen diese sphincterartig, während die hinteren Fasern von der Maxilla und von der Nasenöffnung mehr perpendicular am Mundwinkel vorbei nach unten ziehen (SCHULMANN). Am Mundwinkel stehen sie mit der tiefen Schicht des M. orbicularis oris in Verbindung. Diese empfängt hier die Insertion des Platysmastranges. Der M. orbicularis oris verleiht den Lippen die große Beweglichkeit und vergrößert den Naseneingang.

Bekanntlich ist aus aberrierenden Fasern des M. orbicularis oris der M. caninus hervorgegangen. Dieser Muskel ist bei *Tamandua* nicht ausgebildet, jedoch könnte man die oben erwähnten, perpendikular verlaufenden Fasern, welche von der Maxilla zum Mundwinkel ziehen, als eine Caninusbildung auffassen. Jedoch sind diese Fasern so wenig

vom eigentlichen M. orbicularis oris gesondert, daß man sie kaum als selbständigen Muskel ansehen kann.

c. M. nasalis (Fig. 10, 11 *mn*).

Dieser von SCHULMANN als »M. levator naso-labialis« bezeichnete dünne Muskel hat seine Ursprungsstelle in ziemlich breiter Ausdehnung am langgestreckten Nasale. Von hier verlaufen die Fasern in schräg rostraler Richtung zur Lateralfläche des Maxillare und zur Nasengegend. Die Sehne des M. maxillo-labialis zieht über den Muskel. Der M. nasalis hebt den vordersten Teil der Oberlippe und erweitert den Naseneingang. Von OWEN wird er bei *Myrmecophaga jubata* nicht erwähnt.

d. M. maxillo-labialis (Fig. 10, 11 *mml*).

Zu der Orbicularis oris-Gruppe, von der RUGE ihn ableitet, weist der M. maxillo-labialis bei *Tamandua* keinerlei Beziehungen mehr auf. Es ist ein äußerst starker, rundlicher Muskel, der von den Schnauzenmuskeln am weitesten dorsal gelegen ist. Sein Ursprung am Maxillare grenzt eng an den des M. levator labii superioris alaeque nasi und ist zum Teil bedeckt vom M. zygomatico-labialis. Der Muskel geht bald in eine starke Sehne über, die oberhalb der Nasenöffnung verläuft und sich an der Schnauzenspitze ansetzt. An seiner Ursprungsstelle haben sich die am weitesten dorsal gelegenen Bündel abgetrennt und inserieren nach kurzem Verlaufe am Maxillare. Ich fand sie bei zwei Exemplaren stärker, bei einem fast gar nicht ausgebildet. Sie haben keine besondere Funktion, da Ursprung und Insertion am Maxillare liegen. Sie scheinen der Rest einer in Reduktion begriffenen dorsalen Portion des M. maxillo-labialis zu sein. OWEN und SCHULMANN bezeichnen den Muskel nach seiner Funktion als M. levator nasi.

e. M. buccinator (Fig. 10, 11 *mbe*, *mbi*).

Als starker, vorspringender Wulst, der von zahlreichen Buccolabialdrüsen durchsetzt ist, erstreckt sich der M. buccinator, auf der Wangenschleimhaut gelegen, zwischen Ober- und Unterkiefer vom M. masseter zum Mundwinkel. Wie schon von POUCHET und SCHULMANN beschrieben ist, zeigt der Muskel eine deutliche Schichtenbildung.

Die oberflächliche, dünne Lage, M. buccinator externus (Fig. 10, 11 *mbe*), besteht aus locker zusammengefügten, perpendicularen Bündeln, die von der Umschlagsstelle der Schleimhaut des Oberkiefers zu der des Unterkiefers verlaufen. Sie sind anfangs (caudal) vom M. masseter bedeckt und reichen rostral nicht ganz bis zum Mundwinkel.

An der Insertionsstelle der letzten, rostralen Fasern am Unterkiefer liegt eine Gruppe kleiner Drüsen, die OWEN [23] als »Glandes labiales« bezeichnet (Fig. 10 *gb*). POUCHET nennt in seinen »Mémoires sur le grand Fourmilier« [24] den M. buccinator externus »Muscle propre de la joue«, und seine Beschreibung des Muskels bei *Myrmecophaga* stimmt genau mit den bei *Tamandua* gefundenen Verhältnissen überein. Die Funktion des M. buccinator externus ist nach POUCHET [24, S. 99] «à faire saillir le bourrelet dans la bouche«. Durch den Druck des Muskels auf die tiefere, mit Speicheldrüsen durchsetzte Schicht wird ferner die Secretion dieser Drüsen befördert.

Der M. buccinator internus (Fig. 11 *mbi*) wird von der oberflächlichen Schicht in einer Art Tasche gehalten. Er verläuft parallel zur Achse der Mundhöhle und bildet den eigentlichen Buccinatorwulst. Seine Ursprungsstelle liegt unter dem M. masseter am schwach entwickelten Processus coronoides des Unterkiefers. Die Fasern kreuzen die des M. buccinator externus im rechten Winkel. Von zahlreichen Drüsen durchsetzt und durchbohrt vom Ductus parotideus zieht der M. buccinator internus zum Mundwinkel, wo sich die mittleren Fasern ansetzen. Die seitlichen Bündel dringen in die Lippen ein, um die tiefe Schicht des M. orbicularis oris zu bilden. OWEN [23] erwähnt den M. buccinator internus garnicht und beschreibt allein die oberflächliche Schicht, während POUCHET [24] nur den M. buccinator internus als »Muscle buccinateur« schildert und die superficielle Lage als besonderen «Muscle propre de la joue» auffaßt.

Als Abkömmling des M. buccinator externus ist noch ein kleiner Muskel zu erwähnen, den ich nach SCHULMANN als M. accessorius (Fig. 10 *ma*) bezeichne. Er ist an der Ventralseite der Sehne des M. levator labii inferioris befestigt, zieht unterhalb des Platysmastranges und ist vermittels einer feinen Sehne am vordersten Teil der Unterlippe angeheftet, als deren Retractor er wirkt. OWEN erwähnt ihn bei *Myrmecophaga jubata*. In der Arbeit von SCHULMANN findet sich folgender Passus über diesen Muskel bei *Tamandua* [33, S. 36]: »Man findet nämlich bei diesem Tiere . . . aberrierende Bündel, die sich nach hinten wenden und mit gewissen Derivaten des Platysmasystemes, den Mm. retractores anguli oris und labii inferioris Verbindungen eingehen und somit neue Anheftungen gewinnen.«

f. M. mandibulo-auricularis (Fig. 11 *mma*).

Die Stellung des M. mandibulo-auricularis unter den Gesichtsmuskeln ist, wie erwähnt, erst durch die Untersuchungen SCHULMANNS

[34] gesichert. Der rundliche, kurze Muskel hat bei *Tamandua* seinen Ursprung am Unterkieferwinkel, zieht durch die Substanz der Glandula parotis und von hier schräg nach oben und hinten zur Rostralfläche des Ohrknorpels, an dessen unterem Teil er sich ansetzt. Der Muskel ist ein Depressor des Ohres, und daher beschreibt OWEN ihn als M. depressor auriculae.

C. Verbreitung des N. facialis im Gesicht. (Fig. 13.)

POUCHET hat in seinen »Mémoires sur le grand Fourmilier» eine genaue Schilderung des Facialisverlaufes gegeben, die im wesentlichen mit dem bei *Tamandua* gefundenen übereinstimmt. Der Facialis verläßt den Schädel durch das Foramen stylo-mastoideum unmittelbar hinter der Ohröffnung und entsendet darauf sofort einen feinen Ast abwärts, den ich als Ramus descendens (Fig. 13 *rd*) bezeichne. Dieser verläuft neben der Arteria carotis und bildet ein verzweigtes Nervengeflecht, von dem aus die Endnerven zum Platysma und zur Auricularportion des M. sphincter colli gehen. Vergeblich habe ich bei *Tamandua* nach einer Anastomosenbildung gesucht, da POUCHET ihn als «rameau anastomotique» bezeichnet. Einen N. postauricularis, der nach SCHULMANN den M. mandibulo-auricularis versorgen soll, konnte ich nicht auffinden.

Der Stamm des N. facialis umzieht ventralwärts die Ohrmuschel und läuft durch die Glandula parotis. Zuerst trennt sich hier der Ramus temporalis (Fig. 13 *rt*) ab. Rostral vom Ohre zieht er aufwärts und teilt sich in zwei Hauptäste, von denen der eine die Muskulatur des Ohres, Ramus auriculo-temporalis (Fig. 13 *rat*), der andere unterhalb des M. orbito-auricularis verlaufend die Supraorbitalgegend versorgt (Ramus orbitalis) (Fig. 13 *ro*).

In der Substanz der Parotis teilt sich der Hauptstamm des Facialis in zwei Äste, die, wie auch POUCHET beobachtet hat, eine aus der Tiefe kommende Vene einschließen und dann unterhalb der Vena jugularis externa verlaufen. Die beiden fast gleichstarken Äste treten aus der Parotis, gehen nebeneinander über den M. masseter und bilden an dessen vorderem Rande, wie POUCHET schreibt [24, S. 154], «un plexus à larges mailles». Aus diesem Plexus treten folgende Hauptäste aus:

I. Ramus maxillaris (Fig. 13 *rm*),
II. Ramus buccinatorius (Fig. 13 *rb*),
III. Ramus mandibularis (Fig. 13 *rmd*).

Der Ramus maxillaris läuft, nachdem er einen zarten Nerven

zum unteren Augenlid abgegeben hat, unterhalb der oberflächlichen Schnauzenmuskeln parallel zu der Insertionslinie der oberflächlichen Buccinatorschicht am Maxillare. Er begleitet hier die Arteria facialis und den N. infraorbitalis des Trigeminus, mit dem er mehrfach anastomosiert (POUCHET). Der Ramus maxillaris teilt sich in zwei Endstämme, von denen der dorsal verlaufende die Muskeln der Schnauze und Nase versorgt und sich oberhalb der Nasenöffnung in seine Endverzweigungen auflöst. Der zweite Ast geht zu der Oberlippe und endet an der Schnauzenspitze unterhalb der Nasenöffnung.

Der reich verästelte Ramus buccinatorius ist anfangs bedeckt von der Infraorbitalportion des Sphincter colli. Auf dem M. buccinator externus gelegen, löst er sich in seine Endäste auf, die zum Teil den M. buccinator externus durchdringen, um zur tieferen Schicht zu gelangen.

Der dritte Ast, Ramus mandibularis, ist der Nerv des Unterkiefers. Vom M. masseter aus läuft er langsam abwärts, um am unteren Buccinatorrande zur Schnauzenspitze zu ziehen. Unterhalb der Mundöffnung zerfällt er in zwei Endäste, die teils den Mundwinkel, teils die Unterlippe versorgen. POUCHET erwähnt Anastomosen des Ramus mandibularis mit dem N. mylohyoideus, die ich jedoch bei *Tamandua* nicht feststellen konnte.

III. Bradypodidae.

Bradypus tridactylus (Fig. 14—16).

Meine Untersuchungen erfolgten an einem frisch getöteten, ausgewachsenen Exemplar von *Bradypus tridactylus*.

A. Platysma myoides und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. Platysma myoides (Fig. 14 *pl. plpau*).

Nach den Angaben in der Arbeit von WINDLE and PARSONS "On the Anatomy of the Edentata" [38] soll den Bradypodiden ein Platysmastrang gänzlich fehlen. SCHULMANN [33] bezeichnet jedoch sowohl bei *Choloepus* als besonders bei *Bradypus* oberflächliche Bündel als Platysma, und ich fand dies durch meine Untersuchungen im vollsten Maße bestätigt. Man trifft unmittelbar unter der Haut auf einen dünnen, horizontal verlaufenden Strang, der ohne Zweifel als Platysma anzusprechen ist. Die einzelnen Muskelbündel sind ziemlich locker durch Bindegewebe vereinigt. Teils treten sie unterhalb der Ohrmuschel auf der Glandula parotis aus dem Integument hervor, teils sind sie an der Ohrmuschel selbst befestigt (Fig. 14 *plpau*). Diese

letzteren Bündel vereinigen sich bei *Bradypus* bald mit dem Hauptteil des Platysma und ziehen mit diesem zum Mundwinkel. Die Sonderung des Platysma in der Auriculargegend ist durch Anheftung der dorsalen Bündel an die Ohrmuschel entstanden, welche eine selbständige Wirkung auf den Mundwinkel ausüben und sich allmählich vom Mutterboden ablösen. Diese Trennung ist bei *Bradypus* erst angedeutet, da die Auricularbündel noch in direktem Zusammenhang mit dem Platysmastrang stehen, ein Zustand, der mich bewogen hat, das ganze bei *Bradypus* scheinbar erst in Sonderung begriffene Gebilde noch als einheitlichen Muskel anzusehen. RUGE [28] bezeichnet vom Platysma stammende Bündel, die von der Ohrmuschel zum Mundwinkel ziehen, als M. auriculo-labialis inferior. Der bei *Bradypus* gefundene Platysmazug geht über den M. masseter zum Mundwinkel, verschmälert sich ein wenig während seines Verlaufes und setzt sich unterhalb der oberflächlichen Schicht des M. orbicularis oris an. Einige aberrierende Fasern stehen in direkter Verbindung mit dem M. orbicularis oris. Bei *Choloepus* ist, wie aus der Abbildung in SCHULMANNS Abhandlung [33] »Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen« hervorgeht, ein ähnlicher Platysmazug vorhanden, nur scheint er hier weit schwächer zu sein, als bei *Bradypus*. Außerdem fehlt eine Insertion an der Ohrmuschel.

b. M. auriculo-occipitalis (Fig. 14 *mao*).

Schon die äußerst schwache Entwicklung der Ohrmuschel läßt auf eine geringe Entfaltung der Ohrmuskulatur schließen. Man wird daher über die im Vergleich zu den andern Vertretern der Xenarthra äußerst feinen Muskelzüge des M. auriculo-occipitalis kaum erstaunt sein. Der Ursprung des Muskels liegt an der Caudalseite der bei den Bradypodiden stark hervortretenden Linea nuchae des Occipitale. In der Insertionsgegend teilt sich der Muskel sofort in drei zarte Stränge, die fächerförmig zur Ohrmuschel ausstrahlen, an der sie im untersten Drittel inserieren. Den am weitesten caudal verlaufenden Zug kann man als M. auricularis posterior auffassen, da er sich an der Caudalfläche der Ohrmuschel ansetzt und bei Kontraktion eine Drehung der Muschel hervorruft, während die beiden anderen Portionen, die an der Medialfläche inserieren, das Ohr aufrichten.

c. M. orbicularis oculi (Fig. 14, 15 *mooc*).

Der M. orbicularis oculi umzieht als Sphincter die Lidspalte. Am medialen Augenwinkel ist der Verlauf des Muskels durch das Ligamentum

palpebrale unterbrochen. Die dorsale Portion ist ein wenig stärker als die ventrale. Bei *Bradypus*, wie auch bei *Choloepus* ist der M. orbicularis oculi der einzige Muskel in der Umgebung des Auges. Ein M. orbito-auricularis ist nicht ausgebildet. SCHULMANN hat bei *Bradypus* tiefe Sphincterbündel gefunden, die an der Fascie des M. orbicularis oculi inserieren sollen als Pars palpebralis des Sphincter internus. Trotz sorgfältigster Untersuchung ist es mir jedoch nicht gelungen, dieselben aufzufinden.

d. M. levator labii superioris alaeque nasi (Fig. 14 *mlls*).

Bei *Bradypus* ist der M. levator labii superioris alaeque nasi der einzige, schwache Repräsentant der bei den übrigen Xenarthra so kräftig entwickelten Schnauzenmuskulatur. Ein M. levator labii inferioris, zygomatico-labialis, maxillo-labialis fehlen hier völlig. Der vorhandene Muskel hat seinen Ursprung an der ventralen Seite des Jochbogens und weiter aufwärts bis zum Foramen infraorbitale des Maxillare. Der Muskel bedeckt zum Teil den M. buccinator externus und teilt sich bald in drei Portionen, die in zarte Sehnen auslaufen. Die unterste und stärkste Portion zieht fast parallel der Lippenspalte und heftet sich am vordersten Teil der Oberlippe an. Die Sehne des mittleren, schwächsten Abschnittes inseriert an der Seite des Nasenflügels. Die Bündel der dorsalen Portion biegen sich ein wenig aufwärts und setzen sich durch eine feine Sehne oberhalb der Nasenöffnung an. Der Muskel verleiht der Schnauze ihre, wenn auch geringe Beweglichkeit und vergrößert ferner durch die mittlere Portion die Nasenöffnung. Wie aus der Abbildung in dem bereits zitierten Werke SCHULMANNS hervorgeht, ist der M. levator labii superioris alaeque nasi bei *Choloepus* bedeutend stärker, jedoch ungeteilt.

B. M. sphincter colli und die von ihm abzuleitenden Muskeln.

a. M. sphincter colli.

Wie bereits erwähnt, gelang es mir nicht, bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Bradypus* irgendwelche Sphincterbündel aufzufinden. SCHULMANN [33] bildet sie bei *Bradypus* und bei *Choloepus* ab als feine, über den M. masseter verlaufende Fasern. In dem betreffenden Werke über die ventrale Facialismuskulatur finden sich folgende Angaben darüber [33, S. 40]: »Bei Edentaten habe ich Hautmuskelbündel, vermutlich Fragmente eines in Degeneration sich befindenden M. sphincter colli internus, wahrgenommen. . . . Wenn man . . . die Insertion dieser Bündel untersucht, so findet man, daß

bei *Choloepus* und *Bradypus* die vordersten Fasern lateral am M. buccinator vorbei ziehen und mit einigen der Fasern dieses Muskels eine gemeinsame Anheftung finden.« An andrer Stelle (S. 17) findet sich eine Angabe, daß SCHULMANN bei einem Exemplar von *Choloepus* Muskelreste eines Sphincter colli externus gefunden hat, während bei einem andern keine Spur davon anzutreffen war. Das Fehlen von tiefen Sphincterbündeln bei dem von mir untersuchten *Bradypus* wird so zu erklären sein, daß hier, gerade wie beim Sphincter colli externus von *Choloepus*, bei einem Exemplar sich Reste des degenerierenden Muskels finden, während bei einem andern die völlige Reduktion bereits eingetreten ist.

b. M. orbicularis oris (Fig. 14 *moor*).

Der bei *Bradypus* zweischichtige M. orbicularis oris umzieht mit der oberflächlichen Lage sphincterartig die Mundspalte. In der Gegend des Mundwinkels ist er am kräftigsten entwickelt, und seine Fasern strahlen zur Schnauzenspitze hin allmählich aus. Außer dieser oberflächlichen Schicht gibt es bei *Bradypus* auch tiefliegende Fasern, die von vorderen Bündeln des M. buccinator internus herzuleiten sind. Dorsal und ventral der Mundspalte dringen diese Bündel in die Lippen ein und setzen sich teils am Lippenrande fest, teils strahlen sie unter der oberen Schicht nach der Schnauzenspitze hin aus. Der Muskel bedingt die Beweglichkeit der Lippen und des Mundwinkels.

c. M. nasalis (Fig. 14, 15 *mn*).

SCHULMANN bildet einen M. nasalis bei *Bradypus* nicht ab, wohl aber einen entsprechenden Muskel bei *Choloepus*, den er als M. lateralis nasi bezeichnet. Ich fand auch bei *Bradypus* deutlich hervortretende Bündel, die am Nasale entspringen und nach kurzem Verlauf in der Haut oberhalb der Nasenöffnung sich ansetzen. Durch den Zug des Muskels wird die Haut der Schnauze gehoben und zugleich die Nasenöffnung vergrößert.

d. M. buccinator (Fig. 15 *mbe, mbi*).

Wie bei *Tamandua* ist der M. buccinator bei *Bradypus* streng geschieden in eine äußere und innere Portion, den M. buccinator externus und internus.

Der M. buccinator externus (Fig. 15 *mbe*) springt vom Oberkiefer zum Unterkiefer über und die Verlaufsrichtung der Fasern ist als perpendiculär zu bezeichnen. Am Oberkiefer entspringen sie teils

vor, teils unter dem Zygomaticum. Die schwächere vordere Portion ist aufwärts bis über das Foramen infraorbitale hinaus zu verfolgen, von wo die Fasern am Mundwinkel vorbei zum Unterkiefer ziehen. Hier setzen sie sich in der Gegend der ventralen Umschlagsfalte der Wangenschleimhaut fest in einer an der Mandibula deutlich hervortretenden Linie, welche die Fortsetzung der scharfen rostralen Kante des Processus coronoides bildet. Die Fasern laufen in schräg caudo-ventraler Richtung abwärts, biegen, bedeckt vom M. orbicularis oris, am Mundwinkel rostralwärts um und inserieren unterhalb der Lippenspalte. Diese vordere Portion könnte man nach Lage und Verlauf als Portio canina bezeichnen. Der Ursprung des größeren hinteren Abschnittes des M. buccinator externus liegt unter dem Zygomaticum. Die Fasern verlaufen hier von der dorsalen Umschlagsfalte der Wangenschleimhaut zur ventralen. Der M. buccinator externus erstreckt sich rückwärts bis zum bis Processus coronoides.

Unter ihm liegt der von Buccaldrüsen und vom Ductus parotideus durchsetzte M. buccinator internus (Fig. 15 *mbi*). Nach Schulmann [33] entspringt er abweichend von den andern Vertretern der Xenarthra nicht an der Mandibula selbst, sondern rückwärts [33, S. 35]: »am vorderen Rande des Pterygoideum und am Ligamentum pterygo-mandibulare«. Die Fasern laufen horizontal und werden vom M. buccinator externus im rechten Winkel gekreuzt. Ein Teil setzt sich am Mundwinkel an und die dorsalen und ventralen Fasern dringen in die Lippen ein, um die tiefe Lage des M. orbicularis oris zu bilden.

Der M. buccinator externus verleiht den Wangen ihre Ausdehnungsfähigkeit und veranlaßt bei Kontraktion eine verstärkte Secretion der Buccaldrüsen. Der M. buccinator internus zieht den Mundwinkel und die benachbarten Lippenteile zurück.

e. M. mandibulo-auricularis (Fig. 15 *mma*).

Der Ursprung dieses schwachen Muskels liegt am aufsteigenden Unterkieferaste dicht am Processus angularis. Der Muskel liegt eingebettet in die Substanz der Glandula parotis und inseriert am untersten Abschnitt der ventralen Ohrmuschelfläche. Kontraktion des Muskels zieht das Ohr abwärts.

C. Verbreitung des N. facialis im Gesicht. (Fig. 16.)

Der N. facialis tritt aus dem hinter der Ohrmuschel gelegenen Foramen stylo-mastoideum aus dem Schädel und umzieht, durch die

Substanz der Glandula parotis laufend, ventralwärts die Ohrmuschel. In der Parotis zweigt sich als erster Ast ein feiner Nerv ab, der am hinteren Masseterrande entlang läuft und die Haut des Halses versorgt (Ramus descendens). (Fig. 16 *rd*). Auf dem Masseter trennt sich der Ramus temporalis (Fig. 16 *rt*) vom Stamm und zieht, von dem über ihm verlaufenden Ductus parotideus gekreuzt, nach oben und hinten. Er zerfällt bald in seine Endäste, die an der Gabelungsstelle zwei verschiedene Richtungen einschlagen, nämlich:

I. ein feiner Nerv, der fast rechtwinklig caudalwärts abbiegt, um das Platysma zu versorgen, und

II. ein als Ramus auriculo-temporalis (Fig. 16 *rat*) zu bezeichnender Ast, welcher die eigentliche Fortsetzung des Ramus temporalis bildet und über den Processus zygomaticus des Squamosum dorsal vom Ohr zum M. auriculo-occipitalis läuft.

Der Hauptstamm des N. facialis gelangt ventral vom Ductus parotideus, fast parallel zu ihm, ohne weitere Verzweigung zum rostralen Rande des M. masseter. Hier löst sich der Nerv in ein verzweigtes Geflecht auf, um die Muskeln der Schnauze und der Orbitalregion zu versorgen. Am Masseterrande zerfällt der Nerv zuerst in zwei Hauptäste, den Ramus maxillaris (Fig. 16) *rm* und den Ramus mandibularis (Fig. 16 *rmd*) und man teilt daher den weiteren Verlauf des Nerven ein in:

I. das Gebiet des Ramus maxillaris für die Muskulatur oberhalb der Mundspalte, und

II. das Gebiet des Ramus mandibularis für die Muskeln ventral der Mundspalte und die des Mundwinkels.

Anastomosen der beiden Äste unter sich oder mit dem N. trigeminus wurden nicht angetroffen.

Vom Ramus maxillaris trennt sich zuerst ein Nerv, der fast im rechten Winkel abbiegt und über den Arcus zygomaticus zum M. orbicularis oculi gelangt (Ramus orbitalis) (Fig. 16 *ro*). Ein zweiter feiner Ast ist zwischen der ventralen Portion des M. levator labii superioris alaeque nasi und dem M. orbicularis oris bis zur Schnauzenspitze verfolgbar. Die Hauptmasse des Ramus maxillaris biegt sich ein wenig aufwärts und gelangt über den M. buccinator externus, bedeckt vom M. levator labii superioris alaeque nasi, zur Nasengegend. Durch einen feinen, aufwärts ziehenden Nerven wird der M. nasalis versorgt.

Weit weniger verästelt ist der Ramus mandibularis. Als einziger Nebenast kommt der Ramus buccinatorius in Betracht

(Fig. 16 *rb*), welcher nicht nur den gleichnamigen Muskel versorgt, sondern auch Zweige zum M. orbicularis oris abgibt, und zwar sowohl zum Unterlippenteil des Muskels, wie auch zur Oberlippe. Der Ramus mandibularis selbst strahlt in der Haut der Kinngegend aus.

Vergleichende und biologische Betrachtungen.

Die Gesichtsmuskulatur, wie wir sie bei den Säugetieren antreffen, ist das Differenzierungsprodukt von zwei auf der Ventralfläche des Halses zur Ausbildung gelangten Hautmuskelplatten, Platysma und Sphincter colli. Wie FRORIEP [10] beweist, kommt eine Hautmuskulatur erst den höheren Klassen der Wirbeltiere zu. Nach geringfügigen Anfängen bei den Amphibien sind bei den Vögeln bereits größere Muskelplatten vorhanden, die jedoch noch nicht in den Bereich des Gesichtes vordringen. Die unterste Abteilung der Säuger, die Monotremen, nehmen in gewisser Beziehung eine Mittelstellung ein zwischen den Vögeln und Säugetieren. GIEBEL [14, S. 391—392] schreibt darüber: »Der harte, trockene Schnabel, die Kloake, der Mangel an Warzen auf den Milchdrüsen, das doppelte Schlüsselbein, die knöchernen Sternalrippen und einige minder erhebliche Charaktere nähern sie entschieden der Klasse der Vögel.« Eine weitere Ähnlichkeit ist ferner das bei den Monotremen nur links völlig ausgebildete Ovar. Die beiden Schichten der Gesichtsmuskulatur sind bei den Monotremen über den Kieferrand, den sie bei den Vögeln nicht überschreiten, in das Gesicht emporgewachsen, jedoch zum größten Teil auf die Ventralfläche beschränkt, ein Umstand, der wiederum an die Klasse der Vögel erinnert und auch wohl mit der vogelähnlichen Ausbildung des Kopfskelettes der Monotremen in engster Beziehung steht. Gegenüber den wenig differenzierten, plattenförmigen Muskelzügen der Monotremen steht die immerhin schon recht komplizierte Gesichtsmuskulatur der Xenarthra auf einer bedeutend höheren Stufe ihrer Entwicklung. Wegen der geringen Differenzierung der Gesichtsmuskulatur bei den Monotremen zeigen die beiden Mutterschichten, Platysma und Sphincter colli, eine um so stärkere Entfaltung. Das hier noch als einheitliche Hautmuskelplatte vorhandene Platysma ist bei den Xenarthra teils durch Anheftung am Skelet in gesonderte Züge zerfallen, teils ist es bis auf einen schwachen Rest zur Bildung der Platysmaderivate verbraucht.

Ersteres ist der Fall bei den Dasypodiden, und zwar steht *Dasypus sexcinctus* in der Ausbildung des Platysma an erster Stelle. Von den drei kräftigen Strängen haben zwei, die Portio zygomatica

(Fig. 1 *pzpl*) und die Portio profunda (Fig. 1 *pppl*), feste Insertionspunkte gewonnen, während nur die Portio superficialis (Fig. 1 *pspl*) als eigentlicher Hautmuskel vorhanden ist. Weit weniger differenziert ist das Platysma bei *Tatusia*, wo sich nur ein der Portio zygomatica von *Dasypus* entsprechender, jedoch äußerst starker Strang findet. Eine besondere Eigentümlichkeit der Dasypodiden ist die Anheftung des Platysma am Rückenpanzer. Wenn man jedoch in Betracht zieht, daß der Panzer der Gürteltiere durch Verknöcherungen der Cutis entstanden ist und daher auch wohl als Hautskelet bezeichnet wird, erscheint die enge Beziehung der Hautmuskulatur zum Panzer als selbstverständlich. Die Myrmecophagiden und Bradypodiden gleichen sich insofern, als bei beiden nur schwache Reste des Platysma in Form eines feinen Muskelstreifens vorhanden sind, der am Mundwinkel mit Fasern des M. orbicularis oris verschmilzt. (Fig. 10, 14 *pl*). Es tritt hier also das Platysmasystem in Beziehung zu Derivaten des Sphincter colli, eine Tatsache, die auch SCHULMANN in seiner Arbeit »Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen« [33] hervorgehoben hat. Es handelt sich dort um den engen Zusammenhang einiger Buccinatorbündel mit dem zum Platysmasystem gehörigen M. levator labii inferioris (bei *Tamandua*). Die von mir in der Einleitung mitgeteilte Ansicht RUGES, Platysmasystem und Sphincter colli ständen in keiner Beziehung zu einander, muß also in gewissen Fällen eine Einschränkung erfahren. Allerdings ist bei den wenigen Ausnahmen ein Zusammenhang der beiden Schichten stets erst sekundär erworben, da durch eingehende Untersuchungen über die Entwicklung der Gesichtsmuskulatur festgestellt ist, daß diese in zwei völlig getrennten Schichten im Bereiche des Hyoidbogens zur Entwicklung kommt. Bei *Tamandua* und *Bradypus* erkläre ich mir die Beziehung zum M. orbicularis oris so entstanden, daß die Platysmabündel ursprünglich im Integument in der Nähe des Mundwinkels inserierten. Aberrierende Fasern erreichten den Mundwinkel und bildeten sich infolge seiner großen Beweglichkeit stärker aus, während die am Integument inserierenden Fasern allmählich reduziert wurden. Bei *Tamandua* ist der Platysmastrang in der Weise ein wenig komplizierter, als unterhalb des Ohres Fasern zur Ohrmuschel ziehen und er in der Infraorbitalgegend den Charakter einer Aponeurose zeigt, und *Bradypus* besitzt Bündel, die sich vom Hauptstrang gelöst haben, um an der Ventralfläche der Ohrmuschel anzusetzen.

Wodurch ist nun diese so verschiedene Ausbildung des Platysma bedingt? Diese Frage wird sich jeder stellen, der die außerordentlich

starken Stränge der Dasypodiden mit den feinen Muskelzügen bei den Myrmecophagiden und Bradypodiden vergleicht. Das Platysma ist von Natur aus ein reiner Hautmuskel, dessen Insertionsstelle also in der Haut liegt. Aus diesem Grunde wird die Hautmuskulatur von vielen Forschern als »Fleischhaut« bezeichnet. Daraus geht hervor, daß diese Muskulatur in ihrer natürlichen Form als feine, dünne Lage, unmittelbar unter der Haut gelegen, die Muskulatur des Skelettes bedeckt. Daher darf der bei den Myrmecophagiden und Bradypodiden gefundene Zustand wohl als der natürliche gelten, während die starke Entfaltung des Platysma bei den Dasypodiden eine sekundäre Erscheinung ist, welche hervorgerufen wird durch die Funktion des Muskels. Diese steht wiederum im engen Zusammenhang mit der Lebensweise des Individuums. Wie ich im morphologischen Teil meiner Arbeit erwähnt habe, besteht bei den Dasypodiden die Funktion der kräftigen Platysmastränge in einer Seitwärtsbewegung des Kopfes und im Zurückziehen desselben nach oben und hinten. Bekanntlich spielt in der Lebensweise der Gürteltiere das Graben und Wühlen eine große Rolle. Um sich seine unterirdischen Gänge zu graben, benutzt das Tier nicht nur die starken Grabklauen, sondern es sucht auch durch eine bohrende und wühlende Bewegung des zugespitzten Kopfes die Arbeit zu beschleunigen. Bei diesen Bewegungen sind die Platysmastränge beteiligt und verdanken daher der Lebensweise der Gürteltiere ihre starke und charakteristische Ausbildung.

Bezüglich der Ohrmuskulatur besitzen die Xenarthra manches Gemeinsame. Bei allen trifft man einen mehr oder weniger stark entwickelten M. auriculo-occipitalis, der bei *Dasypus* noch im Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Halsteil des Platysma, steht. Der Muskel ist stets in mehrere Portionen gegliedert, die sich teils an der Medialfläche der Ohrmuschel ansetzen, teils — und zwar sind dies die am weitesten caudal verlaufenden Bündel — als abgesonderter M. auricularis posterior an der Caudalfläche der Ohrmuschel ihre Insertionsstelle haben. Bei weitem die stärkste Ausbildung zeigt *Tatusia*, bei *Bradypus* dagegen ist der Muskel auffallend schwach. Alle vier Arten der Xenarthra weisen ferner einen M. mandibulo-auricularis auf, dessen verschiedene Entfaltung in Beziehung steht zu der Lage der Ohrmuschel. Bei den Dasypodiden, vor allem bei *Tatusia*, sind diese weit nach oben auf das Occipitale verschoben und stehen durch einen langen, äußeren knorpeligen Gehörgang mit dem Schädel in Verbindung. Bei *Tatusia* ist folglich der M. mandibulo-auricularis bei weitem am stärksten und er bedeckt hier im Gegensatz zu den übrigen Xenarthra den

knorpeligen Gehörgang (Fig. 7 *mma*). Die Bradypodiden besitzen außer den eben erwähnten keinerlei Ohrmuskeln. Die übrigen Familien zeigen gemeinsam einen M. orbicularis auriculae und eine Portio auricularis des M. orbito-auricularis. Diese letztere und besonders der M. auriculo-occipitalis sind bei *Tatusia* recht stark, da ein weiterer Ohrmuskel nicht vorhanden ist, und diese die Funktion des bei *Dasypus* und *Tamandua* ausgebildeten M. auricularis superior übernommen haben. Bei *Tamandua* stellt der M. auricularis superior (Fig. 12 *mas*) einen einfachen, transversalen Strang dar, dagegen ist er bei *Dasypus* (Fig. 4 *mas*) in zwei getrennt verlaufende Züge differenziert, eine Tatsache, die deutlich erkennen läßt, daß bei *Dasypus* die Ausbildung der Ohrmuskulatur am weitesten vorgeschritten ist.

Die Entfaltung dieser Muskulatur steht ohne Zweifel im Zusammenhang mit der Größe und Lage der Ohrmuschel. So wird man sich kaum über die schwache Muskulatur bei den Bradypodiden wundern, da die Ohrmuschel so klein ist, daß sie ganz im Fell versteckt liegt und äußerlich gar nicht erkennbar ist. Die großen und lebhaft beweglichen Ohren der Dasypodiden und auch der Myrmecophagiden bedingen kräftige und stark differenzierte Züge.

Von den Muskeln in der Umgebung des Auges mag erwähnt werden, daß bei allen Familien der Xenarthra ein kräftiger M. orbicularis oculi vorhanden ist, gleichwie außer bei *Bradypus* eine Portio orbitalis des M. orbito-auricularis. Letztere zeigt so starke Abweichungen in ihrer Ausbildung, daß ich nicht unterlassen möchte, kurz darauf einzugehen. Wie schon der Name sagt, erstreckt sich der Muskel in ursprünglicher Form zwischen Auge und Ohr und zwar in der Weise, daß die Bündel vom Supraorbitalrande fächerförmig ausstrahlen (Portio orbitalis), wobei der caudalwärts verlaufende Teil die Ohrmuschel erreicht (Portio auricularis). Eine solche typische Ausbildung des Muskels findet sich bei *Dasypus*. Die fächerförmige Portio orbitalis inseriert am Kopfschild, eine Eigentümlichkeit der Gürteltiere, die in der Entwicklung des Kopfschildes ihre Erklärung findet. Eng an diese Grundform schließt sich der Muskel bei *Tamandua*. Jedoch weicht er insofern ab, als eine besondere Portio orbitalis nicht vorhanden ist, sondern alle Bündel setzen an der Ohrmuschel an (Fig. 10 *moa*). *Tatusia* zeigt eine vom Orbitalteil des Muskels völlig getrennte Portio auricularis (Fig. 6 *moa*), und bei *Bradypus* endlich fehlt der Muskel ganz. Der Grund für die Trennung des Muskels bei *Tatusia* ist wohl darin zu suchen, daß die Ohrmuscheln weit zurück auf das Occipitale gelagert sind, wodurch die Entfernung vom Ohr zum Auge bedeutend

vergrößert wird. Wahrscheinlich haben sich oberflächliche Fasern der Auricularportion an dem sie bedeckenden Kopfschild angesetzt, eine Annahme, die um so berechtigter erscheint, da auch die Fasern der Orbitalportion ihre Insertion am Kopfschild haben. Diese Fasern der Auricularportion übten allmählich eine selbständige Wirkung vom Kopfpanzer auf die Ohrmuschel aus.

Besonderses Interesse verdient bei den Xenarthra die sogenannte »Schnauzenmuskulatur«, welche gebildet wird durch die Mm. zygomatico-labialis, levator labii superioris alaeque nasi, levator labii inferioris und maxillo-labialis. Bei den verschiedenen Familien der Xenarthra weist diese Muskulatur mehrere gemeinsame Merkmale auf. All diese Muskeln haben ihre Ursprungsstelle am Zygomaticum mit einer Ausnahme, nämlich der M. maxillo-labialis bei *Tamandua* (Fig. 11 *mml*), der ein wenig dorsal am Maxillare entspringt. Ein Muskel beginnt so dicht neben dem andern, daß es fast den Anschein erweckt, als ständen die Muskeln an ihrer Ursprungsstelle in direkter Verbindung und sonderten sich erst in ihrem weiteren Verlaufe als selbständige Muskeln ab. Man trifft die Muskeln stets in derselben Anordnung. Am weitesten ventral zieht der M. levator labii inferioris, dann folgt der Levator labii superioris alaeque nasi und zuletzt der M. maxillo-labialis. Der M. zygomatico-labialis liegt oberhalb der anderen Muskeln direkt unter der Haut. Die Mm. maxillo-labialis und levator labii superioris alaeque nasi inserieren an der Schnauzenspitze und am Nasenflügel und zwar vermittels starker Sehnen. Der M. zygomatico-labialis setzt am Mundwinkel in der Oberlippe an und der M. levator labii inferioris in der Unterlippe. Bei *Tamandua* zeigen alle Schnauzenmuskeln starke Sehnen, während der M. zygomatico-labialis bei *Tatusia* und *Dasypus*, und hier auch der Levator der Unterlippe, muskulös bleiben. Die erwähnten Schnauzenmuskeln sind vollständig nur bei *Dasypus* und *Tamandua* ausgebildet. *Tatusia* besitzt keinen M. levator labii inferioris und bei *Bradypus* findet sich nur der M. levator labii superioris alaeque nasi, der in drei Züge gesondert ist, während sich bei den übrigen Xenarthra stets eine Zweiteilung des Muskels vorfindet.

Es besteht eine tiefe Kluft in der starken Ausbildung der Schnauzenmuskulatur bei den Dasypodiden und Myrmecophagiden einerseits und der auffallend schwachen Entfaltung bei den Bradypodiden anderseits, die durch die verschiedenartige Lebensweise hervorgerufen ist. Biologische Betrachtungen vermögen uns folglich Aufklärung zu geben für die auffälligen Unterschiede in der Entfaltung dieser Muskulatur. Betrachten wir zuerst die Familie der Dasypodiden. »Die Gürtel-

tiere, schreibt GIEBEL, [14, S. 419], »halten sich am Saum der Wälder, in kleinen Gebüschen und offenen Feldern auf. Mit ihren starken Krallen graben sie sich lange Gänge mit hinten erweiterter Kammer, in der sie einzeln sich aufhalten. Da ihnen das Graben sehr leicht wird, wechseln sie die Höhlen oft und graben neue«. Wie ich mich bei einem gefangenen Gürteltiere überzeugen konnte, sind es aber nicht nur die Krallen, welche beim Graben in Funktion treten, sondern das Tier wühlt zuerst mit der festen, spitzen Schnauze den Boden auf durch eine drehende Bewegung der knorpeligen Schnauzenspitze und erweitert das begonnene Loch durch Scharren mit den starken Grabklauen. Die Dasypodiden sind teils insektivore, teils karnivore Tiere. Bei den nächtlichen Streifzügen durch die Pampas trabt das Gürteltier spürhundartig, die Nase dem Boden genähert, umher, wobei die rüsselförmige Schnauze sich schnüffelnd nach allen Seiten bewegt. Durch sein scharfes Geruchsvermögen wittert das Tier die einige Centimeter unter dem Boden eingegrabenen Insekten, deren Larven oder auch Würmer. Um diese auszugraben benutzt das Gürteltier nach den Reiseberichten verschiedener Forscher nicht etwa seine Grabklauen, sondern durch bohrende Bewegungen des spitzen, keilförmigen Kopfes gräbt es ein rundes Loch in den Boden, um so seiner Beute Herr zu werden. Hunderte solcher Löcher soll man oft im insektenreichen Boden antreffen.

In ähnlicher Weise suchen die Myrmecophagiden zu ihrer Nahrung zu gelangen. Diese besteht ausschließlich aus Ameisen und Termiten, deren Baue das Tier durch die mächtigen Krallen seiner Vorderfüße aufreißt. In die so entstandene Öffnung steckt das Tier den langen, spitzen Kopf und wühlt sich allmählich tiefer und tiefer ein, wobei es die wurmförmige, klebrige Zunge blitzschnell durch die kleine Mundöffnung hervorstreckt, an der die Ameisen und Termiten hängen bleiben.

Diese starke, durch die Lebensweise bedingte Inanspruchnahme der Schnauzenmuskulatur ist, da die Entfaltung eines Muskels in engster Beziehung zu seiner Funktion steht, der Grund für die Ausbildung der kräftigen Muskelzüge, wie wir sie bei den Dasypodiden und Myrmecophagiden antreffen.

Ganz anders verhalten sich in dieser Beziehung die Bradypodiden. Als arboricole, phyllophage Tiere, haben sie es nicht nötig, sich ihre Nahrung zu suchen, da die Cecropiabäume, auf denen sie hauptsächlich leben, ihnen durch ihre großen Blätter und den milchigen Saft Futter im Überfluß bieten. An der stumpfen Schnauze zeigen

nur die Lippen eine gewisse Bewegungsfähigkeit, da das Faultier mit ihnen die zur Nahrung dienenden Blätter ergreift (BREHM), eine Funktion, die hauptsächlich durch den einzigsten bei den Bradypodiden ausgebildeten Schnauzenmuskel, den Levator der Oberlippe, ausgeübt wird.

Gleichwie der Mutterboden der oberflächlichen Schicht, das Platysma, so ist auch der Sphincter colli bei den Monotremen noch als einheitlicher, stark entfalteter Muskel vorhanden, der den Hals und die angrenzenden Teile des Kopfes umschließt. Diesem ursprünglichen Zustand gleicht die Ausbildung des Sphincter colli bei den Xenarthra in manchen Punkten, jedoch ist der Muskel hier weit schwächer und nur über einen kleinen Teil der Ventralfläche des Halses ausgedehnt. Als Rest der besonders bei *Ornithorhynchus* stark entwickelten Gesichtsportion des Muskels findet sich bei den Dasypodiden nur ein schwacher Muskelzug, der mit steilen Fasern zum Infraorbitalrand gelangt (Pars palpebralis). Die meisten Fasern sind bei *Dasypus* am Kieferrand befestigt, während *Tatusia* Bündel besitzt, die rostral umbiegen und zum Mundwinkel in Beziehung treten. *Tamandua* zeigt eine Auricularportion und einen aus wenigen, getrennt verlaufenden Fasern gebildeten Infraorbitalteil des Sphincter colli. Bei *Bradypus* ist ein Sphincter colli garnicht vorhanden. Allerdings bildet SCHULMANN [33] schwache Bündel dieses Muskels sowohl bei *Bradypus*, wie auch bei *Choloepus* ab, die in der Infraorbitalgegend und am Mundwinkel ansetzen, doch, wie schon erwähnt, gelang es mir nicht, dieselben aufzufinden.

Zuletzt bleibt noch die Orbicularis oris-Gruppe zu betrachten und zwar besonders der Hauptmuskel derselben, der M. buccinator. Wie aus den als ursprünglich zu bezeichnenden Zuständen bei den Monotremen hervorgeht, besteht der M. buccinator anfangs nur aus einer Schicht, welche perpendikulär vom Oberkiefer zum Unterkiefer zieht. Diese kann direkt als eine Fortsetzung des M. orbicularis oris angesehen werden. Bei den meisten Säugern hat sich nun unter dieser Schicht ein von Drüsen durchsetzter M. buccinator internus entwickelt, dessen Fasern parallel zur Achse der Mundhöhle verlaufen. Sie kreuzen folglich die der oberen Schicht im rechten Winkel. Solch eine typische Form des Muskels findet sich bei den Myrmecophagiden und Bradypodiden, nur hat sich der Ursprung des M. buccinator internus bei *Bradypus* von der Mandibula auf das Pterygoid verschoben. Charakteristisch für die Dasypodiden ist der Umstand, daß ein M. buccinator externus nicht zur Ausbildung gelangt ist. Als einziger Vertreter der

Xenarthra besitzt ferner *Dasypus sexcinctus* einen selbständigen M. caninus.

Kurz möchte ich noch die Frage streifen, ob es möglich ist, auf Grund der vorliegenden Untersuchungen Schlüsse zu ziehen auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei so verschiedenartigen Familien der Xenarthra. Im allgemeinen kann man auf Übereinstimmungen in der Muskulatur hin eine Verwandtschaft der betreffenden Klassen nicht annehmen, da eine gleiche Ausbildung der Muskulatur nur auf gleiche Lebensweise schließen läßt. Auch Ähnlichkeiten in der Form des Schädels lassen sich biologisch erklären. So findet man bei Tieren mit rüsselförmig verlängerten Schädel stets eine ähnliche Schnauzenmuskulatur, auch bei ganz verschiedenen Tierklassen. Ich erinnere an *Talpa europaea* und *Macroscelides*, die von mir nach dieser Richtung hin untersucht sind. Jedoch bestehen in der Ausbildung der Schnauzenmuskulatur bei den Dasypodiden und Myrmecophagiden so auffallende Ähnlichkeiten, daß diese Muskulatur vielleicht als einziger Faktor für den Nachweis einer Verwandtschaft in Betracht zu ziehen wäre. Ein Zusammenhang der Bradypodiden mit den übrigen Familien der Xenarthra ist auf Grund der Gesichtsmuskulatur nicht nachzuweisen, da zu viele Glieder der sie verbindenden Kette zugrunde gegangen sind. Der Paläontologie ist es zu danken, daß sie durch zahlreiche Funde fossiler Formen die Verwandtschaft der drei recenten Familien festgestellt hat, und es ist ihr gelungen, die in früherer Zeit artenreiche Gruppe der Xenarthra auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen, der, wie in dem Werke von Weber [35] angegeben ist, der Kreide angehört oder sogar noch weiter zurückliegt. In Zittels »Grundzüge der Paläontologie« [39] finden sich ausführliche Angaben der fossilen Formen der Xenarthra und der sich auf diese Funde stützenden Hypothesen einer engen Verwandtschaft der drei recenten Familien. Jedoch liegt es nicht im Rahmen dieser Arbeit, näher darauf einzugehen.

Meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. H. Ludwig und Herrn Prof. Dr. A. Strubell, sowie Herrn Dr. Hoever-Stolberg habe ich für die liebenswürdige Unterstützung und für die Überlassung der Präparate herzlichst zu danken.

Bonn, im Februar 1912.

Literatur.

1. Baum und Kirsten, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ohrmuskulatur verschiedener Säugetiere. Anatomischer Anzeiger. Bd. XXIV. 1904. S. 33—74.
2. Boas, Zur vergleichenden Anatomie des Ohrknorpels der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXX. 1907. S. 434 ff.
3. Boas und Paulli, Über den allgemeinen Plan der Gesichtsmuskulatur der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXXIII. 1908. S. 497—512.
4. Brehm, Tierleben. Abt. Säugetiere. Bd. II. Leipzig 1877.
5. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI. Abt. 5. Säugetiere. Leipzig 1874—1900.
6. Corning, Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. Hft. 1. S. 94 ff.
7. Fatamura, Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Facialis-Muskulatur. Anatomische Hefte. Abt. 1. Hft. 98. Bd. XXXII. 1906.
8. — Über die Entwicklung der Facialis-Muskulatur beim Menschen. Anat. Hefte. Abt. 1. Hft. 91. Bd. XXX.
9. Flower, Osteologie der Säugetiere. Leipzig 1888.
10. Froriep, Untersuchungen über den Hautmuskel des Halses und seine Beziehungen zu den unteren Gesichtsmuskeln. Arch. f. Anat. u. Phys.. 1877.
11. Galton, Dasypus sexcinctus. Transact. Linnean Soc. London. Bd. XXVI. 1869. S. 523 ff.
12. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1896.
13. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
14. Giebel, Die Säugetiere. Leipzig 1859.
15. Gray, On the genus Bradypus. Proceed. Zool. Soc. London 1849. Vol. XVII. p. 65—73.
16. Hyrtl, Chlamydophorus truncatus. Denkschriften der Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. IX. 1855.
17. Lucae, Der Fuchsaffe und das Faultier (Lemur macaco und Choloepus didactylus) in ihrem Knochen und Muskelskelet. Abhandl. der Senckenberg. naturf. Gesellschaft. Frankfurt 1884. Bd. XIII.
18. Macalister, A Monograph on the anatomy of Chlamydophorus truncatus with notes on the structure of other species of Edentata. Transact. Irish Academy. Bd. XXV. 1873. S. 219 ff.
19. — Report on the anatomy of Insectivorous Edentates. Transact. Irish Academy. Vol. XXV. 1875. p. 491 ff.
20. Mackintosh, Bradypus tridactylus. Proceed. Roy. Irish Academy. 2. Ser. Vol. I. Science 1870—74. p. 517 ff.
21. Menegaux, Contribution à l'étude des Édentés actuels. Famille des Bradypodides. Arch. de Zool. expér. et gén. Sér. 5. T. I.
22. Owen, Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates. Vol. III.
23. — On the Anatomy of the Great Anteater (Myrmecophaga jubata). Transact. Zool. Soc. London. Vol. IV. 1857. S. 117 ff.

24. Pouchet, Mémoires sur le grand Fourmilier. Paris 1874.
25. Rabl, Über das Gebiet des N. facialis. Anat. Anz. Bd. II. 1887. S. 219ff.
26. Rauber-Kopsch, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1906.
27. Rengger, Naturgeschichte der Säugetiere von Paraguay. Basel 1830.
28. Ruge, Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886. S. 243—309.
29. — Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig. 1887.
30. — Die vom Facialis innervierten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorillas. (Gesichtsmuskeln.) Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887. S. 459—529.
31. — Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Semons zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. II. Jenaische Denkschriften V.
32. Schulmann, Vergleichende Untersuchungen über die Trigeminus-Muskulatur der Monotremen. Semons zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. III. Monotremen und Marsupialier II. Teil 2, Liefg. 3.
33. — Über die ventrale Facialismuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen. Festschrift für Palmén. Nr. 18. Helsingfors 1906.
34. — Ein Beitrag zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie der Ohrmuskulatur. Öfersigt af finska vetenskaps-societetens förhandlingar. Bd. XXXIII. 1890—91.
35. Weber, Die Säugetiere. Jena 1904.
36. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.
37. Windle, On the Myologie of the Edentata. Part. I. Proceed. Zool. Soc. London 1899. Part- 2. S. 314 ff.
38. Windle and Parsons, On the Myologie of the Edentata. Proceed. Zool. Soc. London 1899. Part 4.
39. von Zittel, Grundzüge der Paläontologie. II. Abt. Vertebrata. München und Berlin 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnungen und Abkürzungen.

dp, Ductus parotideus;
gb, Glandula buccalis;
gp, Glandula parotis;
ma, M. accessorius;
mae, Meatus auditorius externus;
mao, M. auriculo-occipitalis;
map, M. auricularis posterior;
mas, M. auricularis superior;
mb, M. buccinator;
mbe, M. buccinator externus;
mbi, M. buccinator internus;
mc, M. caninus;
mh, M. helicis;
mlli, M. levator labii inferioris;
mlls, M. levator labii sup. alaeque nasi;
mm, M. masseter;
mma, M. mandibulo-auricularis;
mml, M. maxillo-labialis;
mmt, M. mentalis;
mn, M. nasalis;
moa, M. orbito-auricularis;
mooc, M. orbicularis oculi;

moor, M. orbicularis oris;
mora, M. orbicularis auriculae;
mt, M. temporalis;
mzl, M. zygomatico-labialis;
nap, N. auricularis posterior;
pau, Portio auricularis;
pl, Platysma;
po, Portio orbitalis;
pppl, Portio profunda des Platysma;
ppsph, Pars palpebralis des Sphincter colli;
pspl, Portio superficialis des Platysma;
pzpl, Portio zygomatica des Platysma;
ra V, Anastomose mit V.
rat, Ramus auriculo-temporalis;
rb, Ramus buccinatorius;
rd, Ramus descendens;
rm, Ramus maxillaris;
rmd, Ramus mandibularis;
ro, Ramus orbitalis;
rt, Ramus temporalis;
sphc, Sphincter colli;
VII, Nervus facialis.

Tafel XVIII und XIX.

A. *Dasypus sexcinctus.* (Fig. 1—5.) $^5/_8$ nat. Größe.

Fig. 1—4. Gesichtsmuskulatur von *Dasypus sexcinctus.* Fig. 1. Oberflächliche Muskulatur nach Entfernung der Haut und des Kopfschildes. Fig. 2. Tiefe Muskulatur. Platysma, Sphincter colli, M. orbicularis oculi, M. zygomatico-labialis sind entfernt. Fig. 3. M. buccinator im Zusammenhang mit dem M. caninus. Fig. 4. Die Muskeln des Ohres von oben gesehen.

Fig. 5. Verzweigung des N. facialis im Gesicht.

B. *Tatusia novemcincta.* (Fig. 6—9.) $^5/_8$ nat. Größe.

Fig. 6—8. Gesichtsmuskeln von *Tatusia novemcincta.* Fig. 6. Oberflächliche Lage. Der M. sphincter colli externus ist nicht abgebildet. Fig. 7. Tiefe Schicht nach Entfernung des Platysma, Sphincter colli, M. zygomatico-labialis, M. orbicularis oculi und der Portio orbitalis des M. orbito-auricularis. Fig. 8. Die Ohrmuskeln von oben gesehen. Die Portio auricularis ist auf der rechten Seite entfernt, um den M. orbicularis auriculae zu zeigen.

Fig. 9. Verlauf des N. facialis im Gesicht.

C. *Tamandua tetradactyla.* (Fig. 10—13.) $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 10—12. Gesichtsmuskulatur von *Tamandua tetradactyla.* Fig. 10. Superficielle Schicht nach Entfernung des Felles. Fig. 11. Tiefe Lage. Platysma, Sphincter colli, die Mm. orbito-auricularis, orbicularis oculi, zygomatico labialis, levator labii inferioris, orbicularis oris, orbicularis auriculae, helicis und die Glandula parotis sind abgetrennt. Fig. 12. Die Muskulatur des Ohres. Der M. auriculo-occipitalis ist auf der linken Seite entfernt.

Fig. 13. Ausbreitung des N. facialis.

D. *Bradypus tridactylus.* (Fig. 14—16.) $^5/_8$ nat. Größe.

Fig. 14 u. 15. Gesichtsmuskeln von *Bradypus tridactylus.* Fig. 14. Oberflächliche Schicht und Ohrmuskeln. Fig. 15. Tiefe Lage. Platysma, die Mm. masseter, auriculo-occipitalis, levator labii sup. alaeque nasi, orbicularis oris und die Glandula parotis sind entfernt. Der absteigende Ast des Jochbogens ist abgesägt. Der M. buccinator ist caudalwärts nicht vollständig abgebildet, um den M. buccinator internus und die Buccaldrüsen zu zeigen.

Fig. 16. Verbreitung des N. facialis im Gesicht.

Studien über die Konstanz histologischer Elemente.
III. Hydatina senta.

Von

E. Martini.

(Aus dem zoologischen Institut Tübingen.)

Mit 24 Figuren im Text und Tafel XX—XXIX.

Inhalt.

Wie der Titel sagt, ist diese Arbeit der dritte Aufsatz in der von mir begonnen Untersuchungsreihe über Konstanz histologischer Elemente, deren erster und zweiter Teil (1909) *Oikopleura longicauda* und *Fritillaria pellucida* behandelten.

Den Plan die Rotiferen, zum mindesten eine Species derselben,

in dieser Richtung zu bearbeiten, bestand bei mir schon lange. Glaubte ich doch schon bei meinen ersten Nachforschungen über das Problem aus der Rädertierliteratur deutlich Hinweise auf Zellkonstanz entnehmen zu können. Einige Beispiele mögen den Stand der Dinge erläutern.

Man kannte bei einzelnen Formen auf der Blase zwei sternförmige kontraktile Zellen (Masius, *Asplanchna*), die Konstanz ein- oder zweizelliger Ganglien war beschrieben, besonders von Zelinka (1888, *Discopus*), für die Mitteldarmdrüsen wird angegeben, sie enthalten meist fünf bis sechs Kerne, für die Matrixzellen der Trochus- und Cingulumflimmern ist in einem Fall je die Zahl zehn (*Lacinularia*, Masius) bekannt usw.

Dann sah ich die Arbeit von Hirschfelder entstehen. Nicht nur die Hinweise auf die schon früher bekannte weitgehende celluläre Symmetrie, die ja am leichtesten bei überhaupt konstanter Zellanordnung verständlich ist, waren mir hier interessant; Hirschfelder gewann vielmehr den Eindruck, daß im Gehirn mindestens eine Reihe der markanteren Ganglienzellen völlig konstant seien. Persönlich glaubte ich mich von der Konstanz der Mitteldarmzellen in seinen Präparaten überzeugen zu können und kam so dazu, schon 1908 unter Hinweis auf Hirschfelder die Rotiferen unter den Formen mit bemerkenswerter Zellkonstanz aufzuführen.

Wie weit jedoch dieses Prinzip bei den Rädertieren durchgeführt ist, darüber gibt uns die bisherige Literatur nicht den mindesten Anhalt[1]. Beziehen sich doch schon die eben angeführten Beobachtungen, die mir so wichtige Fingerzeige gaben, auf ganz verschiedene Species, und bei manchen Organen war so gut wie nichts dieser Art erwähnt. So blieb es meine Aufgabe, in dieser Hinsicht zum mindesten eine Species genau anatomisch durchzuarbeiten. Das habe ich jetzt bei *Hydatina* durchgeführt, und, wenn auch die Bearbeitung von Rädertieranatomie wesentlich schwieriger ist als die der Appendicularien, so war doch auch der Erfolg ein besonders interessanter.

Lassen wir die Frage nach dem Bindegewebe offen, die ich durch Vergleich hoffe später erledigen zu können, so finden wir im ganzen Körper nur konstante Zellen.

Nebenbei hatte ich gehofft, noch manches Neue zutage fördern

[1] Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß mir in diesem Frühjahr in Neapel eine sehr interessante Bestätigung meiner Resultate zuteil wurde, in dem mir Boveri mitteilte, Hatschek habe ihm mündlich davon erzählt, er habe bei Rotatorien völlige Zellkonstanz gefunden. Veröffentlicht darüber scheint nichts zu sein.

zu können, aber diese Resultate andrer Art sind nicht reich, was wohl im wesentlichen daran liegt, daß Anatomie und Histologie unsrer Tiere schon mehr und bessere Bearbeitungen erfahren haben, als mir zu Beginn der Arbeit bekannt war. Besonders wurde mir leider DE BEAUCHAMPS große und schöne Arbeit von 1909 erst nach Abschluß meiner Untersuchungen und Niederschrift des Textes zugänglich. In dieser habe ich viele meiner Beobachtungen, die in der Literatur bisher noch nicht verzeichnet waren, vorgefunden. Das ist ja leicht verständlich, da DE BEAUCHAMP auch in erster Linie der *Hydatina senta* eine sehr aufmerksame Untersuchung gewidmet hat. So hat er bereits die Zahl 13 für die Cingulumzellen festgestellt und das Pharynxganglion und die Sinnesorgane des Pharynx, die Muskulatur des Darmes und das Fußganglion gefunden. Die Übereinstimmungen unsrer Resultate sind so groß, daß ich im Text kaum zu ändern, bloß ein paar Verweise auf DE BEAUCHAMP einzufügen brauchte. Nur bezüglich des Baues von Mastax und Darmmuskulatur gehen unsre Meinungen auseinander.

Überhaupt mußte mich die Absicht, jede einzelne Zelle vergleichend von Individuum zu Individuum genau zu kennen, noch genauer als DE BEAUCHAMP mit dem studierten Organismus bekannt machen, wie denn die Kenntnis der Zellkonstanz bei vielen Tieren (wo sie eben herrscht) ein wichtiges Hilfsmittel der Forschung zu werden verspricht. So kann ich DE BEAUCHAMPS Angaben noch in manchem Punkt erweitern. Ferner bleiben noch einige neue Angaben, die für die Rädertiere allgemein von Interesse sein dürften, dann einige, die für *Hydatina* bestätigen, was nur von andern Arten schon bekannt war. Endlich hat HIRSCHFELDERS Arbeit neue Streitfragen gebracht, die von meinen Ergebnissen berührt werden[1].

Alle diese allgemeineren Dinge resumiere ich teils im zweiten Teil der Arbeit, teils behandle ich sie dort ausschließlich.

Es ergab sich nämlich bei dem Studium der Zellkonstanz, wenn es nicht ein geistloses Zählen und Numerieren werden sollte, eine genaue Kenntnis der Anatomie unsres Tieres und damit wurde es zweckmäßig, der Darstellung die Form einer systematischen Anatomie von *Hydatina senta* zu geben.

Entsprechend habe ich im Tenor des ersten Teiles der Arbeit histologisches Detail, soweit es nicht direkt oder als Charakterisierung

[1] Auf eine Darstellung der Geschichte unserer Kenntnisse vom Bau der *Hydatina senta* verzichte ich, da sie sich ohne Rücksicht auf die Fortschritte unserer Kenntnisse der Rädertierorganisation überhaupt nicht geben läßt. Letzteren hat DE BEAUCHAMP 1909, S. 97 einen Abschnitt gewidmet.

eines bestimmten Elementes indirekt zum Konstanzproblem in Beziehung steht, größtenteils fortgelassen[1], ebenso alle theoretischen Erörterungen und den größten Teil der sich ergebenden vergleichenden Betrachtungen und Probleme. Solchen Erörterungen ist dann der zweite Abschnitt gewidmet.

Anfangs hatte ich die Absicht auch noch einen topographischen Teil anzuschließen, habe jedoch später in Rücksicht auf den Umfang der Arbeit davon Abstand genommen.

Bei der Bewertung der Arbeit bitte ich jedoch stets im Auge zu behalten, daß nicht die Darstellung der Anatomie, sondern der Zellkonstanz die primäre Absicht des Autors war. Denn erstere läßt sich von einem Tier allein, ohne Berücksichtigung andrer gar nicht geben. Erst durch den Vergleich würden manche Dinge erklärt werden können, und wenn sicher die Zukunft auch in dieser Untersuchung Fehler finden wird, so hätte der Vergleich vielleicht den einen oder andern vermeiden lassen. Ohne vergleichende Anatomie ist eben wissenschaftliche Anatomie überhaupt nicht möglich. Da aber das Hauptziel der Arbeit erreicht war, war es auch Zeit, sie der Öffentlichkeit zu übergeben, wie sie ist.

Was die Figuren selbst betrifft, so ist ja zu sagen, daß ein Beweis der Zellkonstanz nur durch die Wiedergabe der ganzen Fülle von Serien zu geben ist, die untersucht wurden, wenigstens einer größeren Zahl aus denselben. Das verbietet natürlich der Platz. So habe ich mich auf eine mit dem Apparat gezeichnete Serie beschränkt, deren hintere Teile jedoch großenteils nur als Umrißzeichnungen ausgeführt sind.

Will man dem Leser nicht zumuten aus der Serie selbst sich alles zu rekonstruieren, so werden Übersichtsbilder nötig, die, weil das Totalpräparat mancherorts nicht die nötige Durchsichtigkeit bietet, nach Schnittserien rekonstruiert werden mußten.

Durch Zusammenzeichnen der aus verschiedenen Schnitten derselben Serie mit dem Apparat auf durchscheinendes Papier entworfenen Skizzen sind diese Bilder zustande gekommen. Nur Hautfalten, die das Bild unübersichtlich machten, sind ausgeglichen (unter Kontrolle andrer Präparate) und bei dem mehrfachen Pausen sind einige der durch Kontraktion und Schrumpfung entstandenen (accessorischen) Biegungen an Muskeln und Cuticula verloren gegangen. Die Wimperapparate

[1] Die Histologie einer Zelle steht offenbar häufig mit der physiologischen oder pathologischen Stufe, auf der sie sich befindet, in engem Zusammenhang und wechselt mit ihnen. (Siehe auch viele Angaben de Beauchamps.) So erscheint es zweckmäßiger, diese Dinge mit einer physiologischen Untersuchung zu vereinigen, wie dieser Autor getan.

sind allerdings in all diesen Bildern schematisiert, was den peripheren Teil betrifft. So ist vor allem Fig. 1 entstanden. Auch in Fig. 3*a* ist manches nach Augenmaß aus dem zugrunde liegenden Präparat eingetragen. Sehr eng an das Tatsächliche möglichst genaue Pausergebnis halten sich die Fig. 2 *a*—*b* und 4—6, die entsprechend die Beweiskraft direkter Apparatzeichnungen haben dürften, und ebenso die Übersichtsbilder vom Centralnervensystem Fig. 49.

Natürlich muß ein solches Bild etwas schematisiert ausfallen. Sind die Schnitte doch schon nicht alle gleich gestreckt, so daß z. B. leicht die Enden einer durch mehrere Schnitte gehenden Faser nicht genau aufeinander passen. Daß trotzdem diese Art Darstellungen die wichtigsten Illustrationen einer Arbeit wie die vorliegende bleiben müssen, liegt in der Art derselben und der Unmöglichkeit, beliebig viele vollständige Serien zu reproduzieren.

Als weitere Beweise und Erläuterungen zu dem an den Hauptfiguren demonstrierten ist die größte Zahl der übrigen Zeichnungen gedacht, die mit dem Apparat nach dem Totalpräparat oder Schnitt gezeichnet sind. Auch die Textfiguren sind mit dem Apparat gezeichnet.

Völlige Schemata sind die Fig. 7 und 25 von der Mastaxmuskulatur und dem Incus.

Material und Methoden.

Über Material und Methoden ist folgendes zu sagen: Gleich im Anfange zeigte sich die Tücke des Objektes. Schon länger hatte ich auf *Hydatina senta* gewartet, die mir als das geeignetste Untersuchungsobjekt erschien. Plötzlich war sie in einer unsrer Euglenen-Kulturen in erstaunlicher Menge, gerade zwei Tage, ehe ich eine notwendige Reise antreten mußte, Ende Juni. So konnte ich nicht viel am Lebenden beobachten und mußte schleunigst konservieren, natürlich mit handlichen Methoden.

Ich benutzte die Methode der Massenkonservierung auf Grund der von Hirschfelder angegebenen heißen Technik. Es wurde eine Anzahl von 20—30 Rädertieren in einem Uhrschälchen oder Glasklotz isoliert und in ein möglichst kleines Quantum Wasser eingeengt, dann ein bis drei Tropfen 1%ige Kokainlösung zugegeben und gut durchgemischt. Alsdann erwärmte ich die Fixierungsflüssigkeit auf 60—70°, während die Tiere in ihrem Gemisch schon unter der Lupe standen. War die Flüssigkeit heiß, so sah man die Tiere bereits fast alle stark gestreckt in lebhaftester Bewegung, was ja die kurze Einwirkung dünner Kokainlösung befördern soll, und nun wurden sie rasch mit

einer möglichst großen Menge der heißen Fixierungsflüssigkeit übergossen. Mit den Resultaten dieses Verfahrens bin ich im ganzen recht zufrieden.

An Reagentien wurden entsprechend der Sachlage damals nur wenige benutzt, und da es mir im ganzen ferneren Verlauf des Sommers nicht gelang, weitere Kulturen heraufzubringen, so wurde an diesem Material auch im wesentlichen die Untersuchung durchgeführt. Ich fixierte mit konzentriertem Sublimat, mit Sublimatpikrinessigsäure und FLEMMINGS Gemisch. Bei letzterem erhitzte ich zuerst die Chromessigsäure etwas über den gewünschten Grad, fügte die Osmiumsäure zu, schüttelte rasch um und übergoß die Tiere. Wenn auch im ganzen das auf die letztere Weise erhaltene Material als das beste gelten darf, was Streckung und Fixierung betrifft, so war doch die Färbbarkeit eine sehr schlechte, und nur mit Eisenhaematoxylin wurden leidliche Tinktionen erzielt. Deshalb habe ich überwiegend das andre Material benutzt. Wenn ich die bestgestreckten Tiere mit FLEMMING, demnächst Pikrinsublimateisessig erhielt und viele Objekte in diesem Material ihre Krone maximal entfaltet zeigten, was ich im Sublimatmaterial nicht traf, so ist doch sehr fraglich, ob dieser Unterschied auf das Fixierungsmittel zurückzuführen ist, da ja auch andre Momente wie die Temperatur desselben oder Konzentration des Kokains und die Dauer seiner Einwirkung geschwankt haben können. Einige Tiere waren natürlich stets auch sehr ungenügend gestreckt oder völlig kontrahiert. Letztere wurden sogleich eliminiert.

Während HIRSCHFELDER die verschiedenen Kontraktionszustände als den Vergleich der Präparate und damit die Untersuchung erschwerend empfand, so war ich glücklicherweise im Besitze so reichlichen Materiales, daß ich die erste Untersuchung durchaus an genügend gleichartigem Material durchführen konnte. Später zeigte sich ein bedeutender Vorteil der verschiedenen Kontraktionszustände, indem in manchen Gewebselemente zu leichter Übersichtlichkeit auseinander gezogen waren, die in andern gerade oft sehr gut gestreckten bis zur Unentwirrbarkeit zusammengedrängt waren. Das gilt nicht nur, aber vorzüglich von der Muskulatur.

Die Untersuchung der gefärbten Totalpräparate habe ich bald ziemlich beiseite gelassen, da sie mir nur einige Übersichten, aber wenig Einblick ins Detail gewährten. Es wird dies besonders bedingt durch die sehr intensive Färbung von Darm, Dotterstock, Pharynx, Gehirn und Wimperzellen, welche die Durchsichtigkeit sehr herabsetzen. Zur direkten Beobachtung in toto eignet sich das lebende Tier weit besser.

Für die Schnitte ist nun eine genaue Orientierung äußerst wichtig, besonders zu Anfang der Untersuchung. Hier wandte ich mit bestem Erfolg die Methode von CEREFONTAINE (1906) an. Da dieselbe vielleicht nicht jedem bekannt, aber sehr nützlich ist, sei sie hier kurz erläutert[1]. Die Objekte befanden sich in Cedernholzöl, selbstverständlich vorgefärbt. Nun wurde ein Deckglas durch rasches Eintauchen in geschmolzenes Paraffin mit einem dünnen Paraffinüberzug versehen und dann auf einen Objektträger gebracht. Ferner wurde eine Mischung von Celloidin 2—3% in Alkoholäther und Nelkenöl $\overline{aa}$ bereit gehalten. Das Tierchen wurde nun mit einem kleinen Tropfen Cedernöl auf das Deckglas gebracht, das überflüssige Cedernöl mit Filtrierpapier weggenommen, dann ein Tropfen der Celloidinmischung zugeführt und in dieser das Objekt vorsichtig mit der Nadel gerichtet und zwar stets mit der Medianebene senkrecht zum Gläschen. Bald gelingt dies in Rücken-, bald in Bauchlage des Organismus leichter. Das Ziel hat man erreicht, wenn das Tier aus der exakt orientierten Stellung sich nicht sofort wieder verschiebt, also der Erfolg der Präparation unter der Lupe mit dem Mikroskop in Ruhe kontrolliert werden kann. Diese Stabilität erreicht man am besten, wenn man den Tropfen Celloidingemisch durch Fließpapier recht verkleinert hat; doch darf man darin nicht zu weit gehen, da das Häutchen sonst zu dünn und zerreißlich wird. In der Regel erscheint bald auf dem Tropfen eine Haut oder weniger flüssige Oberflächenschicht, die ich beinahe mehr auf die Spuren des durch das Cedernöl gelöste Paraffin als auf das Celloidin zurückführen möchte. Dieses befördert auch sehr die Stabilität des Tieres, denn der Tropfen muß so klein sein, daß das Tier an dies Häutchen reicht. Alsdann machen sich auch schiebende und ziehende Bewegungen der Nadel in der Nähe des Objektes, die dasselbe aber garnicht direkt berühren, an ihm geltend, so daß man also sehr schonend verfahren kann.

Liegt das Tier richtig und sicher, so fixert ein Tropfen Chloroform, direkt unterm Mikroskop, daraufgebracht, das Ganze, und nun wandert das Deckgläschen in eine Schale mit einem Gemisch von Cedernöl und Chloroform aa, woselbst sich das Celloidinhäutchen mit dem vorgefärbten Objekt von dem Deckgläschen abhebt und meistens schon infolge der geringen Erschütterungen des Tisches beiseite schwimmt. Hat man dann eine Anzahl solcher Häutchen beisammen und in 20 bis 30 Minuten genügend gehärtet, so kommen sie wieder auf einen Objekt-

[1] Ich gebe die Methode gleich so wie ich sie verwandt habe.

träger unter die Lupe, zur Beschneidung. Das mittlere Rechteck mit dem Objekt schneide ich mit einem feinen Augenmesserchen aus und übertrage es in reines Cedernöl. Die Notwendigkeit dieser Arbeit liegt in zweierlei begründet.

1. wirft sich die größere in ihren Seitenteilen oft sehr dünne Celloidinhaut sonst häufig bei der weiteren Behandlung, und dann ist die Lage des Objektes wieder nicht sicher zu bestimmen, oder bei Erschütterungen des Paraffins beim Abkühlen des Uhrschälchens später, hat die leicht bewegte Flüssigkeit an dem Gesamtobjekt im Verhältnis zu dessen Gewicht eine so bedeutende Angriffsfläche, daß das Häutchen sehr häufig ganz schräg im Paraffin steht und damit der Erfolg ebenfalls illusorisch ist. Solche Bewegungen erfolgen aber bei dem klein (bis 3 : 2 mm) zugeschnittenen Stückchen sehr selten. Dasselbe bleibt vielmehr so liegen, wie es sich beim Untersinken in das Paraffin auf eine der annähernd ebenen breiten Flächen gelegt hat.

2. wird das Bänderschneiden durch zuviel Celloidin an der Blockkante gestört. Es läßt sich aber nicht vermeiden, wie aus dem Späteren erhellt, den Block so eng zuzuschneiden, daß das Celloidin mit wund gemacht wird. Je mehr reines Paraffin wir nun im Verhältnis zum Celloidin an den dem Messer parallelen Kanten des Blockes haben, um so sicherer erhalten wir ein gutes Band. Besonders störend wird das Celloidin bei dickeren Schnitten, die man ja, um Bänder zu erhalten, aus weicherem Paraffin machen muß.

Nebenbei bietet die Prozedur des Beschneidens noch einige Vorteile. Die Stücke können noch einmal ganz ruhig im klaren Cedernöl unterm Mikroskop kontrolliert und etwa mißlungene, oder mit der Nadel verletzte sofort entfernt werden, was Arbeit und Enttäuschung spart. Ferner können bereits einige Objekte hier für bestimmte Zwecke markiert werden. Wenn ich z. B. zwei an sich schöne Tiere, die sich ein ganz wenig zur Seite geneigt haben, noch für Querschnitte verwerten will (auch der Querschnitt erfordert hier exakte Orientierung, siehe weiter unten, wenn auch nicht in dem Maße, wie die andern Richtungen), so schneide ich ihr Celloidinstück als gleichschenkliges Dreieck aus und finde sie daran in Paraffin wieder heraus, ein andres markiere ich mir vielleicht durch Querstellung der langen Rechteckkante usw.

Endlich hat man, wenn man das Celloidin genau nach der Medianfläche des Tieres orientiert zuschneidet, noch den Vorteil, daß, wenn das Häutchen etwas dick geworden ist und das Objekt nur undeutlich aus dem Paraffin hervorschimmert, die Kanten des Häutchens die Schnittrichtung leiten können.

Nach der Beschneidung wird die ganze Gesellschaft in Cedernölparaffin und Paraffin gebracht und dann im Uhrschälchen eingebettet. Bei dem letzteren Transport, den ich stets mit der Nadel ausführte, schützt der Celloidinmantel die Objekte in angenehmer Weise.

So haben wir nun unser Objekt im Paraffinblock, die Medianebene senkrecht zu dessen natürlicher Oberfläche gestellt. Dabei scheint es in den meisten Fällen so deutlich durch, daß wir an dem streng symmetrischen Schatten leicht die Sagittalrichtung erkennen und mit der Lupe die Richtung des Anschnittes genau danach einrichten können, sei es, daß wir quer, sei es, daß wir sagittal schneiden wollen. Im letzten Falle muß, das braucht wohl kaum gesagt zu werden, an einem lotrechten Gegenstand kontrolliert werden, ob auch die gekrümmte Oberfläche des Blockes an der Stelle, wo das Objekt liegt, genau senkrecht ist.

Da die Längsachse der geometrischen Form unsres Tieres gekrümmt ist, so gibt es genau genommen keine Frontal- und Querserien. Eine nach obigem Rezept geschnittene Querserie kann nur in einem gewissen Bereich Schnitte quer zur Längsachse enthalten. Welche so ausfallen, hängt von der Streckung des Tieres, der Einbiegung des Schwanzes und dem genauen Stand von Kronen, Rand und Schwanzspitzen im Celloidin ab, ist also gewissermaßen zufällig. Streng symmetrisch wird aber jeder Schnitt sein.

Will man Frontalschnitte gleicher Qualität haben, so benutzt man die Wölbung des Blockes (Uhrschälchen)!. Man schneidet ein Rechteck aus. Die lange Seite, parallel der Medianebene des Objektes, wird genau parallel zum Messer gestellt. Der Block soll ziemlich groß sein und wenigstens vor oder hinter dem Tier noch reichlich Platz haben. Nun wird die eine schmale Kante höher gestellt als die andre, die langen Kanten annähernd gleich hoch und so der Block vorsichtig angeschnitten. Der Anschnitt wird ein Kreis sein oder ein Stück eines solchen, wenn die höhere Kante ihn durchschneidet. Nun wird die Einstellung reguliert, so daß nach und nach der der niederen Kante nächste Punkt und damit der Mittelpunkt des Kreises in die Verlängerung der Medianebene des Objektes fällt, dann steht auch letztere genau senkrecht zur Schnittfläche. War die Orientierung im Paraffin exakt, so muß jetzt auch auf dem dünnsten Querschnitt völlige Symmetrie herrschen (abgesehen von dem oft asymmetrisch gelegenen Magen und Dottersack), und solche Schnittserien erhält man in der Tat in einem hohen Prozentsatz, während die übrigen nur geringe Abweichungen zeigen. Das ist die beste Probe auf die Leistungsfähigkeit der Cerefontaineschen Orientierungsmethode

in unsrer Anwendung. Erst nachdem die Schnittrichtung so festgelegt ist, wird der Block möglichst eng zugeschnitten.

Durch welche Gegend des Körpers aber die Schnitte parallel mit der Längsachse gehen, also wirkliche Frontalschnitte sind, das hängt von denselben Umständen ab wie bei den Querschnitten.

Will man Quer- oder Frontalschnitte durch eine bestimmte Körpergegend machen, so verfährt man etwas umständlicher, indem man den noch großen Paraffinblock anschneidet, als ob man genaue Sagittalschnitte machen wollte (vgl. oben S. 432 ff.), bis man dem Objekt so nahe ist, daß sein Profil deutlich durch das Paraffin auf der Schnittfläche durchscheint. Nun wird der Block abgelöst und neu für die jetzt mit der Lupe leicht einstellbare neue Schnittrichtung montiert. So kann man jede beliebige symmetrische Schnittart mit großer Exaktheit erreichen, und es ist mir immer als Zeitersparnis erschienen, wenn jede Serie, mag ihre Vorbereitung auch etwas mehr Arbeit gekostet haben, das leistet, was sie soll. Im Beginn der Untersuchung wird man exakte Orientierung besonders hoch schätzen, weil erst wirklich genaue Kenntnis des Objektes die Beurteilung der Schnittrichtung aus der Serie selbst erlaubt. Massenschnitte haben daher schon manches verkehrte Resultat erzeugt.

Natürlich ist der Besitz der Medianebene auch für die Anfertigung von Serien in den nicht symmetrischen Lagen von beträchtlichem Vorteil. Es mag hier wieder darauf hingewiesen sein, daß, so wünschenswert exakt in den Hauptrichtungen orientierte Serien für die Übersicht der Organisation sind, für die Teilfragen natürlich auch jede beliebige andre Richtung gewählt werden muß, wie es das untersuchte Objekt eben fordert.

Was die Schnittdicke betrifft, so hat, wie schon bemerkt, das Celloidin im Paraffin den Nachteil, daß es nur bei Mitteldicken fast völlig unbeachtet bleiben kann. Schnittserien von 8—15 μ ließen sich gut als Bänder schneiden, auch wenn das Celloidin in einem nicht unbeträchtlichen Teil der dem Messer parallelen Blockkanten freilag. Diese werden dann natürlich möglichst eng an das Objekt herangeschnitten, um unter der Immersion die Schnitte dicht beisammen, eventuell auch (sagittale, frontale, dickere Querschnitte) die sämtlichen Schnitte in einer Reihe zu haben. Bei dickeren Schnitten hindert das Celloidin öfter dies Zusammenhaften der Schnitte, und macht so Mühe und stört die Ordnung der Serie. Bei solchen Schnitten kann man aber schon eher mit geringen Fehlern in der Orientierung arbeiten. Lästiger ist, daß bei dünneren Schnitten, häufiger erst bei 5 und 4 μ, das celloidin-

haltige Stückchen durch das Messer weniger zusammengeschoben wird als das reine Paraffin umher und die so entstehenden Falten sich dann nicht in allen Schnitten völlig strecken. Als Vorteil wird man demgegenüber natürlich den Widerstand empfinden, den die Zusammenschiebung und die bei dünnen Schnitten in der Regel nachbleibende Verzerrung an dem Celloidin findet.

Wenn ich hier bei dieser Untersuchung von Totalpräparaten bald glaubte absehen zu sollen, so haben mir an deren Stelle die dicken (15 und 20 μ) Schnitte wieder große Dienste geleistet. 20 μ ist ja für ein solches Objekt schon sehr dick, man kommt mit etwa sieben Schnitten quer hindurch. Besonders zur Einarbeitung möchte ich dicke Schnitte nicht entbehren, die die Zusammenhänge meist viel leichter erkennen lassen als dünne. Auch später bestätigen sie manches aus dünneren Rekonstruiertes in schönster Weise. Für Einzelfragen bin ich bis auf 4 μ heruntergegangen, während 10 μ wohl die meist verwendete, im Verhältnis zur Größe des Objektes nicht geringe Schnittstärke war.

Dem Abschwimmen von Calotten, die nur noch mit einem Punkt, oder gerade überhaupt nicht mehr am Objektträger kleben, sowie der Verbiegung und Verlagerung dünner beiderseits aus der natürlichen Verbindung gelöster Stränge begegnete ich öfter durch Überziehen der Schnitte mit Photoxylin vor Auflösung des Paraffins. War das nicht geschehen, so fand ich Elemente letzterer Art in dicken Schnitten in der Regel besser erhalten.

Was die Färbung betrifft, so habe ich eine Technik sehr bevorzugt, die sehr gut in das ganze hier eingeschlagene Verfahren paßt und meiner Meinung nach ausgezeichnete Resultate für fast alle meine Zwecke gab: Die Apathysche Chlorgoldmethode. Die Objekte verweilten 12—24 Stunden in ihrer Sublimatlösung, kamen direkt in 30, dann 50, 70, 80° Alkohol. In letzterem waren sie bereits einige Tage gewesen, als sie auf kurze Zeit $^1/_2$—1 Stunde in alkoholische Jodjodkaliumlösung (Portweinfarbe) gebracht wurden. Indem sie nun langsam durch 70°, 50°, 30° Alkohol in Wasser übergeführt wurden im Laufe von 6—12 Stunden, wurde das Jod zugleich ausgewaschen. Nachdem die ganzen Tiere etwa 6—12 Stunden in destilliertem Wasser gelegen, kamen sie meist über Nacht in 1% Goldchloridlösung, wurden morgens mit 1% Ameisensäure kurz abgespült (nur um möglichst schnell die außen anhaftenden Reste von Chlorgoldlösung zu entfernen) und in einer frischen Menge der 1%igen Säure möglichst hellem diffusem Tageslicht von allen Seiten ausgesetzt. Nach ungefähr 4—8 Stunden waren sie dann ziem-

lich stark gefärbt, und wurden nun durch steigenden Alkohol in Cedernöl übergeführt.

Die Färbung ist für Schnitte bis zu 6 μ durchaus intensiv genug, und hebt die Kerne durch scharfe Betonung der Membranen und Nucleoli sehr deutlich hervor[1], gibt eine feine gleichmäßige Plasmafärbung, in der die hellen Vacuolen, anderseits aber auch die dunklen Granula und die fast schwarzen Flimmerwurzeln und Stützfibrillen sehr deutlich hervorstechen. Die Muskelfasern mit ihrer Querstreifung sind lebhaft gefärbt, auch die Wimpern selbst sehr deutlich und distinkt. Durch ihre relativ lebhafte Färbung erkennt man auch kleine plasmatische Zellverbindungen; dabei haftet die Farbe wohl überwiegend in der Oberflächenschicht solcher Plasmafädchen, wie auch die Zellgrenzen im ganzen genügend betont sind. Nur die völlige Farblosigkeit der Skeletteile des Kauapparates ist ein Übelstand. Eine Nachfärbung der Schnitte ist also nicht nötig, eine Schonung, die in Rücksicht auf die Erhaltung der feinen durchschnittenen Nerven und Muskelchen von Bedeutung ist. Doch läßt die Goldmethode Nachfärbung z. B. mit Haematoxylin zu.

Wurde nicht nach Apáthy gefärbt, so benutzte ich zur Vorfärbung wässerige Eosinlösung 24 Stunden lang; diese Färbung widerstand bei den späteren Prozeduren recht gut, besonders dem oft langen Aufenthalt in Cedernöl, das Färbungen mit Mallorys und Helds Haematoxylin fast völlig auszog. Es mußte der Eosinfärbung dann natürlich Schnittfärbung folgen. Das bei dem schwer färbbaren Flemming-Material Eisenhaematoxylin angewendet wurde, ist bereits erwähnt.

Andre Haematoxyline (Ehrlich, Hansen) und Alauncarmin gaben mit oder ohne Gegenfärbung mit Eosin oder Orange auch ganz nette Bilder, doch nicht annähernd so gute wie die Goldmethode. Einzig das Delafieldsche Haematoxylin wurde noch häufig angewandt. 2—5 Tropfen auf die Cuvette destillierten Wassers zugesetzt, färbt es die Zellgrenzen in 8—12 Stunden sehr scharf und fand zu diesem Zweck bei zahlreichen Präparaten, meist dünnen Schnitten, Verwertung mit oder ohne Vorfärbung mit Orange oder Eosin, in einzelnen Fällen auch nach Chlorgold. Hat es doch nebenbei den Vorzug, in dieser Anwendung auch das Skelet des Kauapparates in einigen Teilen sehr intensiv, in den übrigen zum mindesten deutlich zu tingieren.

[1] Ähnlich wie bei vielen Nematoden ist der Kern in den meisten Zellen von *Hydatina* arm an stark färbbaren Chromatinteilen, besitzt aber einen großen, meist nur mäßig eosinophilen Nucleolus, so daß Doppelfärbungen nach gewöhnlicher Methode die Kerne nicht so scharf hervorheben wie unsre Methode.

Zum genaueren Studium dieser Teile war natürlich deren Isolierung mit Kalilauge erforderlich (über die Resultate dieser Behandlung siehe unten). Hat man den gereinigten Zahnapparat gut durch Auswaschen von der Lauge befreit, so kann er mit Säurefuchsin in alkoholischer Lösung leicht intensiv gefärbt werden und so ein, wenn auch nicht sehr haltbares Dauerpräparat in Balsam erzielt werden.

Auch nach dem Vergleich mit de Beauchamps Figuren bin ich mit meiner Technik für meine Zwecke durchaus zufrieden. Für die physiologischen Untersuchungen mag vielleicht die andre Technik Vorteile bieten. Übrigens hat de Beauchamp auch die Verwendung des Celloidintropfens von der Semichonschen (mir nicht bekannten) Technik ausgehend verwendet, wenn auch in einer von der hier gegebenen etwas abweichenden Weise.

Systematische Anatomie.

A. Übersicht des Baues.

Die Grundform unsrer *Hydatina*, wenn man sie von hinten betrachtet, gleicht besonders bei gefülltem Magen und stark ausgebreitetem Cingulum einer weithalsigen Amphora ohne Henkel.

Alsdann ist der vom flimmernden Cingulum (*ci*) markierte Außenrand der Gefäßmündung ungefähr ebenso weit wie der Bauch und beide Stellen breiter als der weite Hals. Ist das Tier nicht vollgefressen, so übertrifft der Cingulumrand den Bauchumfang oft beträchtlich. Doch geht der Körper nicht in eine, sondern am letzten Ende in zwei Spitzen aus, und vor allem ist die Längsachse fast nie gerade, sondern bauchwärts eingekrümmt, und die Oberfläche an der concaven Seite der Achse, der Bauchseite, außerdem noch etwas gekürzt, so daß die Mündungsebene etwas geneigt zur Achse steht. Eine Austiefung des ventralen Mündungsrandes (des Cingulumkranzes) kommt bei maximal gestreckten Tieren nicht oder kaum zum Ausdruck. In unsrer Figur 1, Taf. XX von einem nicht voll gestreckten Tier ist sie sehr deutlich. Einer Dekoration könnten wir eine Falte vergleichen, die bei großen Exemplaren (300 μ Gesamtlänge) etwa 58 μ über der Fußspitze die Vase umzieht. Der Körper hinter dem Cingulum ist flimmerfrei. Innerhalb des Cingulum geht es aber nicht in die Tiefe, wie bei einer Vase, sondern es erhebt sich dort ein Polster oder Hügel, der hinten steiler ansteigt als vorne, so daß der Gipfel $^2/_3$ Durchmesser vom Vorderrand entfernt ist, und in den von medioventral ein Tal sich erstreckt, dessen Sohle in der Höhe des Cingulum verläuft und an dessen Ende,

rings von sanften Anstiegen umgeben, sich der Eingang in die Unterwelt findet, während das Tal selbst sich in zwei nach außen und hinten verlaufende Mulden gabelt, die mit rasch ansteigender Sohle verstreichen. So wird aus dem Hügel ein Ringwall ausgeschnitten, der seitlich eine scharfe Krümmung zeigt, hinten überall ziemlich gleich hoch ist, bis auf die kleinen Polster, die die stärksten Wimpern tragen und vorn gegen die Mitte verstreicht, gleichzeitig verjüngt. Das ungefähr hufeisenförmige wimperfreie Feld zwischen Cingulum und Trochus, das Coronarfeld, die Außenseite des Walles einnehmend, läuft jederseits nach unten[1] und innen spitz aus, da hier Trochus und Cingulum zusammenstoßen. Die Talsohle ist von feinen zarten Flimmern bedeckt, so daß die Kränze des Trochus und Cingulum unterbrochen sind, beide steigen annähernd rechtwinklig zur Talsohle herab und enden beide ventral vom Pharynxeingang. Es ist also weder der eine noch der andre Wimperkranz prä- oder postoral, sie sind beide circumoral und ventral durchbrochen. Flächen gleichen feinen Flimmerepithels, wie es die Talsohle bildet, finden sich an den Seitenwänden einwärts vom Trochus und an der abschließenden Wand, durch einen kahlen Gürtel vom Trochus getrennt. Das Tal nennen wir die Mundbucht.

Bei solchen maximal gestreckten Tieren fällt also das Coronarfeld überall von innen nach außen ab, Taf. XX, Fig, 1 u. 2, und in der Ansicht von vorn präsentieren sich die Abhänge der Mundbucht in breiter Fläche. Darum braucht aber im lebenden Tier die Basis der Trochuscilien noch nicht vor dem Cingulum zu erscheinen. Das liegt an der Schiefstellung der Cingulumebene gegen die Längsachse.

Ist das Tier mehr kontrahiert, wie z. B. das meiste meines Sublimatmateriales, so stellt sich das Coronarfeld mehr in die Cingulumebene ein. Der Trochus liegt dorsal,nicht mehr auf einer Vorwölbung. Der Cingulumrand ist verengt, und zwar noch weiter als der Hals, aber kaum so weit wie der Bauch und ventromedial heruntergedrückt, von hier steigt die Talsohle abwärts zum Munde, und die Seiten- und Rückwände derselben erscheinen, von vorn betrachtet verkürzt, folglich schmaler als im voll entfalteten Tier, zugleich schneiden die Mulden, in die die Bucht dorsallateral ausläuft, viel tiefer ein.

Im Leben ändert sich die Stellung des Tieres und seine Gestalt fortwährend, besonders wird der Fuß beim Schwimmen wie zum Tasten

[1] Wir verwenden hier die Ausdrücke vorn, hinten, oben, unten, der natürlichen Lage des Tieres entsprechend, die uns auch die richtige morphologische Orientierung zu sein scheint. Es ist also in dieser Arbeit: vorn = kopfwärts, hinten = caudal, unten = ventral, oben = dorsal.

fortgesetzt bewegt und hin und her gebogen, oft so stark skoliotisch, daß seine Basalfalte auf einer Seite völlig verstreicht. Die durch die Ringmuskeln bedingten Veränderungen des Querschnittes aus der Kreisform in polygonale, ja solche mit einspringenden Ecken erwähnen schon die älteren Autoren. Oft ist der Körper vom Cingulum bis fast zur Schwanzbasis gleich breit cylindrisch, dabei manchmal mit skoliotischen Biegungen und entsprechenden Knickungen in der Cuticula usw. usw.

Die Ausbreitung der Krone dürfte beim Schwimmen zwischen den von uns oben beschriebenen Stadien schwanken. Daß sie manchmal die von uns als maximal bezeichnete Entfaltung auch im Leben beim Schwimmen erreicht, glaube ich, geht schon daraus hervor, daß häufig die Cingulumflimmern an der Basis völlig quer vom Rande abstehen. Gut beurteilen ließe sich das nur in der Profilansicht, die uns das Tier bei ruhigem Schwimmen nie bietet. In der Dorsalansicht erkennt man wohl die Trochusbasis gleich weit vorne wie die des Cingulum, aber kaum weiter. Wir müssen jedenfalls die Abbildungen der Literatur von Ehrenberg bis Beauchamp, 1907, für die Bilder nicht voll gestreckter Tiere erklären, wie sie übrigens auch nicht selten in unserm Material und Serien vorkommen.

An Körperöffnungen haben wir als größere nur die Cloake und den Mund, als kleinere die des retrocerebralen Apparates hinten auf dem Kronenfeld und der keulenförmigen Fußdrüsen an den Spitzen des Schwanzes. Sinnesorgane finden wir an der Körperoberfläche auf dem Coronarfeld einige kleine und zwei große, die seitlich dicht am Cingulum liegen; ein größeres in sich symmetrisches, den beiden Rückentastern entsprechendes dorsal gleich am Ende des Halses und jederseits lateral, etwa in der Mitte der Körperlänge ein kleineres, zu dem ist vielleicht eine kleine unpaare Papille dorsal von den Fußspitzen hierher zu rechnen.

Die Cloake öffnet sich dorsal vom Schwanz in eine von einem Umschlag der Epidermis ausgekleidete taschenartige Vertiefung unter der Basalfalte des Schwanzes.

Der Eingang von der Mundbucht in den Pharynx wird von zwei lateralen, einem dorsalen und einem ventralen klappenförmigen Epithellappen zu einem vierstrahligen unregelmäßigen Stern verengt (Taf. XXI, Fig. 3 *b*). Doch stehen die Klappen nicht in gleicher Höhe.

Diese Öffnung führt in den Pharynx, der die Cuticularbildung des Zahnapparates mit den zugehörigen Muskeln, Speicheldrüsen und Sinnesorgane enthält, dazu das Pharynxganglion und einige einzelne Ganglienzellen. Er hat ungefähr kugelige Gestalt, liegt ventral dicht

unter der Haut, während hinten aus ihm der kurze Oesophagus in den Mitteldarm überleitet.

Letzterer, etwa wie eine krumme Birne gestaltet, liegt dorsal ziemlich dicht der Leibeswand an, und erst das dünne Ende biegt sich etwas ventralwärts ab, um aber sofort im Bogen wieder in die schräg dorsal gerichtete Cloake überzugehen. Vorn sitzen ihm wie ein paar Ohren die sogenannten pankreatischen Drüsen an.

Ventral liegt ungefähr wie eine quergestellte Niere, ein wenig den Darm umfassend, der dicke Keimdotterstock, dem vorne das schmale Ovar angeschmiegt ist. Ein häutiger Trichter, der in die Cloake mündet, stellt den Ausführapparat dar, dessen Form wenn leer wesentlich durch den dorsal anliegenden Darm und die ventrale Harnblase bestimmt wird.

Letztere, die kontraktile Blase der Autoren mündet ebenfalls in die Cloake, ist annähernd kugelig, dorsal leicht eingedellt und von sehr verschiedenem Umfang. Sie nimmt von den Seiten die Excretionsgefäße auf. Diese liegen in den Seitenteilen des Körpers, vorwärts bis zum Cingulum reichend und tragen je vier Wimperflammen und je zwei größere Aufknäuelungen, sind außerdem vor dem Gehirn durch die bekannte Anastomose vereinigt.

Die Muskeln ordnen sich in Ringmuskeln, die alle ventral, zum Teil auch dorsal breit unterbrochen sind, längs verlaufende Retraktoren, die zum Teil durch den ganzen Körper, zum Teil nur durch dessen Vorderteil verlaufen. Ihre Abschnitte im Fuß zeigen eine gewisse Selbständigkeit. Die längeren unter ihnen besitzen ein bis zwei Zwischeninsertionen an der Haut. Alle enden an der Krone, wo der stärkste am weitesten dorsal entspringende Muskel in ein unter dem Coronarfelde entwickeltes, den Trochus und das Cingulum begleitendes System übergeht. Es ist dies der bekannte starke Muskel, der die Leibeshöhle durchsetzt und sich dem Gehirn ein- oder bei andern Formen, zu denen auch *Hydatina* gehört, ventral anlegt.

Eine Anzahl kleinerer Muskelchen dient der Bewegung der Krone, und umzieht die Mundbucht, tritt zur Cloakenmündung oder von der Haut zu den Eingeweiden.

Ein andres System umspinnt Magen, Darm, Genitalien und Harnblase mit zum Teil von einem dieser Eingeweide auf das andre übertretenden Fasern.

Vom Nervensystem liegt das Gehirn, an dem stärksten Retraktor befestigt, dicht unter der Krone. Eine Anzahl Nerven verläuft nach vorn zu und rückwärts zu Muskeln und Sinnesorganen, unter ihnen

ist der zum lateralen Sinnesorgane des Kronenfeldes der stärkste. Nach hinten und ventral verlaufen drei Paar Nerven.

Eines umgreift die Mm. retractores centrales mit seinen Wurzeln und begibt sich teils auf die Seiten der Mundbucht, dort flimmertragende bipolare Zellen innervierend, teils nach hinten in das Nervensystem des Pharynx.

Das zweite Paar, die Hauptnerven, treten aus den lateralen hinteren Winkeln des Gehirns aus und verlaufen zuerst lateral, dann mehr ventral ziehend über die Oberfläche des Dotterstockes und der kontraktilen Blase, um von dieser nach hinten konvergierend in das ventral zwischen den Fußdrüsen gelegene Caudalganglion überzugehen; sie enthalten eine Anzahl Ganglienzellen.

Ziemlich weit vorn, dicht hinter dem Pharynx, geben sie einen caudal, aber auch ein wenig rückwärts gerichteten Nerven zu den seitlichen Sinnesorganen ab. Außerdem begibt sich ein sehr feiner Nerv, ebenfalls schräg rückwärts laufend und über die pankreatischen Drüsen hinwegziehend zu einigen dorsalen Muskeln. Auch einzelne Kommissuren zwischen den Hauptnerven lassen sich nachweisen.

Das letzte Nervenpaar, das stärkste, entspringt dicht beisammen hinten dorsal aus dem Cerebrum und begibt sich, anfangs di- dann konvergierend, zu dem dorsalen Sinnesorgan.

Eine primäre Leibeshöhle wird durch die zwischen Körperwand und den einzelnen Organen vorhandenen, mit klarer Flüssigkeit erfüllten Räumen dargestellt. Sie wird an den Seiten oft fast ganz durch die den inneren Organen hier anliegende Muskulatur und das Excretionsorgan ausgefüllt. Ventral zeigt sie größere Räume vom Fußinnern bis zur Harnblase, zwischen deren Scheitel und dem Dotterstock und zwischen dessen Vorderwand bis zum Pharynx, dorsal nur vor dem Mitteldarm. Hier ist auch stets zu beiden Seiten des Oesophagus eine weite Kommunikation mit der ventralen Lücke. Dazu kommen viele kleinere Spalten. Alles ist als ein einheitlicher Raum anzusehen, dessen Weite natürlich sehr von der Kontraktion der Muskeln und der Füllung der Eingeweide abhängt.

Fixe Bindegewebszellen konnte ich nicht nachweisen.

Blutkörperchen sind von früheren Autoren erwähnt ohne genaue Zeichnungen und Angaben. Auch ich habe sehr kleine Körnchen hier flottieren sehen, über deren Natur ich noch nicht ins reine kommen konnte.

B. Die Haut und ihre Organe.

Entsprechend den Hauptdifferenzierungen des Rädertierkörpers in Körper und Krone können wir auch die Epidermis dieser Tiere in

zwei Regionen teilen, von denen die eine größere von der Schwanzspitze bis zum Cingulum reicht, die andre dieses und den von ihm umschlossenen Teil der Körperoberfläche mit der Mundbucht umfaßt.

I. Die Körperhaut.

1. Die Cuticula und ihre Matrix.

(Fig. 1*a*, *b*, 2, Taf. XX.)

Im ersten Teil ist die Epidermis durchweg sehr einfach gebaut. Sie besteht aus einer Cuticula, die etwas widerstandsfähiger gegen Kalilauge ist als die Weichteile, doch von dieser langsamer in der Kälte, ziemlich rasch bei 60° gelöst wird, also nicht aus Chitin im strengen Sinne besteht[1]. Eine feinere Struktur aus einzelnen Schichten hier wahrzunehmen gelang mir nicht. Mit Haematoxylin, nach BLOCHMANN und mit Chlorgold färbt sie sich dunkelblau (bzw. Chlorgold: -rot), so daß sie im Querschnitt eine feine fast schwarze Linie darstellt. Bei ihrer äußerst geringen Dicke erscheint sie aber in der Flächenansicht nur sehr blaß in dem betreffenden Tone gefärbt, graublau, himmelblau oder rosa.

Unter dieser Cuticula liegt eine feinkörnig erscheinende Matrix, die Subcuticula, die meist nur $^1/_2$ μ dick ist, an den flachen Kernen aber auf 2 μ Dicke anschwillt. Die Schicht ist ein Syncytium, in dem ich Zellgrenzen nicht entdecken konnte. Als besondere Differenzierung dieser, das Epithel darstellenden Matrix ist in dem hinteren Körperabschnitt nur die mehrkernige paarige Fußdrüse zu erwähnen. Dorsal dringt es im Bereich der oben erwähnten den Fuß umgreifenden Ringfalte als dorsoventral abgeflachter Trichter nach vorn ein, um den ectodermalen Teil der Cloake zu bilden.

Diese Verhältnisse waren den früheren Autoren wohlbekannt.

Was uns hier zunächst interessiert, ist die Frage, ob die Epithelzellkerne konstant sind, also in bestimmter Zahl und stereotyper Anordnung auftreten. Das ist in der Tat der Fall.

Abgesehen von den Drüsen und den Kernen des Fußendes, die wir demnächst genauer beschreiben werden, finde ich hinter dem Cingulum 100 Kerne der Subcuticula in symmetrischer Anordnung, davon

---

[1] Wie sich die gegen Kalilaugen nicht in dem Maße wie echtes Chitin resistenten Cuticularsubstanzen vieler niederer Tiere zum Chitin verhalten, und ob sie chemisch nicht vielleicht sehr nahe verwandte Körper sind, ist ja noch keineswegs völlig klargestellt. Vgl. über diese Frage bei Rädertieren auch DE BEAUCHAMP, 1909, S. 93ff.

vor dem Sphincter coronae 14, bis zum Schwanzring 74, in der Cloake 4, im Schwanz 8.

Da wir zur Detailbeschreibung der Kernstellung die durch die Muskulatur gegebene Einteilung der Körperoberfläche brauchen, könnte sie logischerweise erst wesentlich später folgen; doch stelle ich sie hier her aus systematischen Gründen, zumal ich annehmen darf, daß die Mehrzahl derjenigen, die durch das übrige sich trotz der Zähigkeit der Materie durchzufressen versuchen sollten, diesen des Interessanten so wenig bietenden Abschnitt überschlagen werden, der doch als Demonstration der Behauptung unerläßlich ist (bis S. 446, Abs. 3).

Wir gehen regionenweise von vorn nach hinten vor und beginnen stets mit der Dorsalseite, der wir die Ventralseite folgen lassen.

Vor dem Spincter coronae treffen wir weit medial zwei Kerne unmittelbar vor diesem Muskel oder ihm direkt außen aufliegend noch an der Ringfalte, in die er eingelagert ist und medial von seinen Retinacula (Ca_1, Fig. 1 *a*, 2 *a*, Taf. XX; 2 *b*, Taf. XXI; Schnitt 8 *e*, Taf. XXIII). Vor und medial von ihnen, beiderseits vom Körper der Cingulumzelle C_1 finden wir ein zweites Paar *Ca2*. Es hält ungefähr die Mitte zwischen Flimmerbasis und Sphincter, nur wenig mehr ersterem genähert (Fig. 1 *a*, 2 *a*, *b*, 8 *c*). Das dritte Paar, *Ca3*, liegt sehr der Flimmerbasis genähert nach außen vom Zellkörper der zweiten Cingulumzelle *C* 2, Fig. 1*a*, 2*b*, 8*c*. Außen von der dritten dieser Zellen, wieder ganz im vordersten Teile des präsphinctoriellen Ringes liegt das vierte Paar *Ca* 4 (Fig. 1 *a*, 2*b*, 8*d*). *Ca* 5, das fünfte, gehört schon der Ventralhälfte an und liegt außen von den Cingulumzellen *C* 5 (Fig. 8 *e*, *f*), kaum näher dem Cingulum als dem Sphincter (Fig. 1*b*, 2*a*, 8*f*), das sechste, *Ca6*, liegt dann genau in der Mitte, und das siebente, am meisten ventrale, sogar hinter derselben. Auch letzteres Paar liegt noch außerhalb der medianen Insertionen des Retractor ventralis, ventral von Cingulumzelle *C7*, das sechste Paar hält ungefähr die Mitte zwischen 5 und 7 (Fig. 1*b*, 2*a*, 8*g*).

Im Rumpf des Tieres, Fig. 8*g*—*kk*, Taf. XXIII, XXIV, XXII, ergibt sich zunächst eine lange dorsale Doppelreihe.

Zunächst finden sich zwei Kerne zwischen den zum Nackensinnesorgan tretenden Nerven unmittelbar vor dem Organ. Diese (*Cbo*, Fig. 8 *l*) rechnen wir noch nicht zu den Reihen, vielmehr lassen wir selbige mit zwei Kernen beginnen, die gerade hinter dem Ursprung der Retinacula sphincteris liegen, also sehr weit vorn (*Cb1*, Fig. 8 *g*, Taf. XXIII), das zweite Paar (*Cb2*, Fig. 8 *i*, *k*) steht etwas medialer, außen von den Sinnesnerven, etwa in halber Entfernung der vorigen von

dem Sinnesorgan; von hinten gesehen liegen sie gerade in dem Bogen, in dem hier das die Nerven begleitende Muskelchen in den Retractor pharyngis übergeht. Das dritte Paar (*Cb3*, Fig. 8 *n*, Taf. XXIV) liegt dicht vor dem Ursprung der dorsalen Hautmuskelchen und etwas außen von ihnen. Die folgenden vier Paare (4—7) verteilen sich zu je einem auf die Räume zwischen den fünf wahren Sphincteres corporis. In ihrem Zwischensphincterraum liegen die ersten beiden (*Cb4*, Fig. 8 *q*) sehr weit vorn, ja in vielen Fällen (etwa 25%) trifft man sie unmittelbar vor dem ersten Sphincter. Die fünften und sechsten (*Cb5*, Fig. 8 *cc*, *Cb6*, Fig. 8 *x*) nehmen ungefähr die Mitte ihres Raumes ein, die ersten näher beieinander, die andern stark nach außen gestellt, das siebente Paar (*Cb7*, Fig. 8 *bb*) liegt wieder mehr medial vor dem letzten Sphincter. Von vorn nach hinten folgen nun in annähernd gleichen Abständen das achte, neunte und zehnte Paar, von denen das achte wieder weit auswärts steht, dicht am Retractor dorsalis (*Cb8*, *9*, *10*, Fig. 8 *u*, *dd*, *ff*, *hh*, *ii*).

Gehen wir von der Mittelserie seitwärts, so treffen wir das 11. Paar (*Cb11*, Fig. 8 *m*, *n*, Taf. XXIII, XXIV) wenig auswärts vom dritten, das 12. steht dahinter und noch weiter auswärts (Fig. 8 *o*, *q*) zwischen dem letzten falschen und dem ersten wahren Sphincter. Das 13. Paar (Fig. 8 *s*) dicht vor dem zweiten wahren Sphincter, fast gerade hinter dem vorigen und der 14. (Fig. 8 *w*, *x*) erst etwas weiter auswärts, dicht an der ersten Zwischeninsertion des Retractor dorsalis im dritten Zwischensphincterraum. Paar 15 und 16 stehen vorn hinter einander außen vom Retractor dorsalis: Cb_{15} (Fig. 8 *g*, *h*) etwas mehr medial (Cb_{16}, Fig. 8 *i*, *k*), das 17. (Fig. 8 *k*, *l*) ebenfalls weit vorn schon in der Seitengegend an der Stelle der Verflechtung der Lateralmuskeln. Das 15. Paar liegt dicht hinter dem Spincter coronae, 16 und 17 dicht vor Sphincter corporis II. Der 18. Kern (Fig. 8 *o*) jederseits liegt nahe dorsal und auswärts von dem Ursprung des M. retractor lateralis superior, der 19. (Fig. 8 *w*) fast gerade hinter dem Seitensinnesorgan, meist ein wenig mehr dorsal. Das 20. Paar (Fig. 8 *u*) liegt letzterem Organ dicht an, etwas vor und ventral von dessen Öffnung, seltener direkt zwischen Nerv und Cuticula. Paar 21 und 22 (Fig. 8 *t*, 8 *cc*) finden wir ebenfalls völlig lateral in der Regel dicht beieinander, doch können sie auch durch einen gewissen Längsabstand getrennt sein, der vordere 21 kann bis vor Sphincter 7 rücken, kann übrigens auch neben dem folgenden — Paar 23 — liegen, dessen Stellung dicht hinter der Sinneszelle A_{19} meist wohl charakterisiert ist (Fig. 8 *cc*). Lateral finden wir dann noch im Schwanz den Kern 24 unmittelbar hinter dem mittleren Ursprung des

Retractor lateralis inferior, Fig. 8 *ff*, *kk*. Der 25. (Fig. 8 *u*) liegt schon deutlicher ventral, vor Sphincter 5 lateral vom Retractor lat. med. Der 26. (Fig. 8 *p*) liegt gerade vor ihm, dicht vòr der Zwischeninsertion dieses Muskels. Ganz vorn finden wir dann das 27. Paar (Fig. 8 *g*, *h*) schon recht ventral dicht hinter dem Sphincter coronae und Cb_{28} etwas weiter ventral und hinten (Fig. 8 *h*, *i*). Eine Reihe Kerne begleitet außen den Retractor ventralis; ganz vorn ist es hart an seiner Außenseite das 29. Paar (Fig. 8 *i*, *k*), das 30. (Fig. 8 *l*) dicht dahinter an der Insertion des zweiten Körperringmuskels, 31 lateral von dem mittleren Muskelkern (Fig. 8 *q*) und 32 am weitesten außen von diesen Kernen neben dem lateralen accessorischen Ursprung des Muskels (Fig. 8 *u*). Mit einem mehr medialen Nucleus 33 (Fig. 8*y*, *z*) dicht am Schleier zwischen Retr. ventralis und lateralis inferior endet diese Reihe. Drei Kernpaare finden wir dann noch zwischen den ventralen Längsmuskeln, das vorderste 34 (Fig. 8 *q*) liegt unmittelbar medial von dem mittleren Kern des Muskels, das zweite Cb_{35} (Fig. 8 *u*) medial von 32 und das letzte 36 dicht über der Schwanzbasis, bald als symmetrisches Paar entwickelt, bald hinter einander gestellt (Fig. 8*ff*).

Ventral von der Einfaltung der Cuticula, die wir in unsern Präparaten wie einen Ring die Fußbasis umgeben sahen, senkt sich dorsal die Cuticula stärker ein, so daß eine Tasche entsteht, die schräg nach vorn und ventral gerichtet, sich mit dem Darmafter verbindet[1]. Diese Strecke trägt vier Kerne, ein Paar auf der ventralen, das andre auf der dorsalen Wand. Die dorsalen stehen etwas weiter lateral (Cc_1 und $_2$, rechts und links).

Im Schwanz schmiegen sich in der Regel die Kerne zu je zwei mehr oder weniger eng aneinander, der eine genau hinter dem andern. Solcher Paare haben wir vier (Fig. 8*hh*—*ll*, Taf. XXII; 10 *b*, 11, Taf. XXIII, Cd_1—$_4$) die genau ventral, lateral und dorsal geordnet sind. Die lateralen stehen dabei etwas mehr vorn als die medialen, besonders die dorsalen. Von letzteren weicht übrigens häufig einer von der medialen Stellung ab und kann sich dann außen von den benachbarten Muskelchen finden.

Die beiden Spitzen des Fußes, durch die die Ausführgänge der Fußdrüsen verlaufen, besitzen eine derbere Cuticula und unter derselben die subcuticulare Schicht, doch enthält dieselbe niemals Kerne,

---

[1] Im Sagittalschnitt erscheinen hier also zwei Cuticulafalten hintereinander: Fig. 36, Taf. XXVI, auch die letzten Schnitte von Fig. 8 zeigen dies, beweisen zugleich, daß beide Einfaltungen voneinander völlig getrennt sind.

wie ich in Rücksicht auf eine derartige Zeichnung von PLATE betonen muß. Vielmehr scheint dafür hier kein Platz zu sein. Dagegen ist der Hals der Drüsen von Zellen umgeben (Fig. 2, 9, 11), deren Kerne in einem Plasmabeutel liegen. Von diesem geht dann eine Verbindung gegen die Subcuticula der Fußspitze. Fig. 9 *e* (Region des Drüsenisthmus) zeigt sechs derselben, ein Paar größere (Cd_5) dorsal, die wohl zweifellos diese Deutung beanspruchen, und zwei Paar kleinere (Cd_7, $_8$) ventrolateral. Bei letzteren könnte man wohl auch an eine Zugehörigkeit zum Nervensystem denken, besonders da beide Kerne einen typischen Unterschied in der Färbbarkeit aufweisen: der innere färbt sich stets heller, was bei gewöhnlichen Epidermiskernen schwer verständlich wäre. Am meisten subcuticular erscheint endlich das kleine Kernpaar (Cd_6) der Fig. 9 *f*, 10 *b*, 8 *mm* in genau lateraler Stellung, betont aber zu gleicher Zeit durch die Trennungsfläche, die von vorn an der Außenseite herabzieht, die Zugehörigkeit zu den Fußspitzen.

Nachdem wir hier noch kurz der Vollständigkeit wegen erwähnen, daß dorsal zwischen den beiden Spitzen des Fußes ein kleines Kegelchen steht, Fig. 10 *c*, gehen wir zur Besprechung der Drüsen über. Bezüglich der Deutung der letztbeschriebenen vier Zellen müssen wir noch erwähnen, daß DE BEAUCHAMP, 1909, S. 99 u. Fig. VI auf S. 98, das dorsale Zellpaar cd_5 auch gesehen hat und als accessorische Fußdrüse deutet. Auch bildet er für *Notommata pseudocerberus* (S. 101) ein accessorisches ventrales Drüsenpaar ab, das in das untere Ende der Hauptdrüse übergeht und unsern Zellen Cd_7, $_8$ entsprechen würde, außerdem münden dorsal zwischen den beiden Zehen (also etwa dort, wo bei *Hydatina* das eben erwähnte Zäpfchen steht) zwei weitere Paare accessorischer Drüsen, von denen das eine seine Endanschwellungen mehr medial, das andre lateral hat. Diese könnten unsern Zellen Cd_5 und $_6$ entsprechen. Daß dieselben auf besagtem Zäpfchen ausmünden sollten, habe ich bei *Hydatina* allerdings nicht beobachten können und mir scheint daher für Cd_5 und $_6$ die Natur als Subcuticulazellen nach wie vor am wahrscheinlichsten.

2. Die Fußdrüsen.

Die Fußdrüsen (Fig. 1, 2, Fig. 10) sind große wurstförmige Gebilde, aus einem besonders hinten vacuolisiertem, sonst stark färbbarem Plasma mit stets 9 Kernen, von denen die hinteren größer sind als die vorderen. Je nach der Streckung des Körpers ändert sich auch ihre Gesamtgestalt, da sie mit ihrem freien Ende an andern Organen befestigt sind. An der vorderen Spitze der Drüsen zieht sich nämlich das

Plasma in einen feinen Strang aus, der vorwärts gerichtet mit der hintersten Muskelzelle des Retractor dorsalis sich verbindet (Fig. 10 *d* Taf. XXV). Derselbe erscheint bald lang und dünn, bald bei sehr gestreckter Drüse kurz und kräftiger. Ich glaubte mich eines Falles zu erinnern, an dem ein Zweiglein dieser Plasmabrücke sich der Cuticula anheftete; doch ist es mir nicht gelungen, etwas derartiges wiederaufzufinden, und kann also der Darstellung Plates (1885, Fig. 9, Taf. I), daß die Drüse sich mit ihrem Hinterende an der Haut befestige, nicht mit Sicherheit beistimmen. Dicht über der Fußgabel ist die Drüse stark verengt, und hier entwickeln sich dann die Ausführwege, die wir als vier nach hinten sich verjüngende Röhrchen in einem gemeinsamen Protoplasma ansehen müssen (Fig. 9 *t*, *g*, Taf. XXV). In ihrem vordern weiteren Teil liegen sie eng zusammen und bedingen gegenseitig ihre Form, die, wenn auch durch kleine Abweichungen der Schnittrichtung modifiziert erscheinend, doch in allen Querschnittserien durch diese Gegend sich annähernd übereinstimmend darstellt. In ausgesprochenem Maße ist dies ganz hinten der Fall, wo die einzelnen Röhren sich abrunden und etwas unabhängiger voneinander werden. Da fällt denn am meisten auf, dass stets innen dorsal das Plasma die benachbarten Röhren auseinander drängt, womit auch wohl die typische spitze Eiform der ventralen Röhre im Querschnitt zusammenhängt.

Wir haben hier also ein sehr schönes Beispiel, daß bei diesen Tieren sich sogar noch intracelluläre Strukturen bis ins Detail als stereotyp ausweisen.

Der Ausführapparat füllt die Fußspitzen innerhalb der Subcuticula völlig aus, von der er durch keine deutliche Zellgrenze abgesetzt ist. Er dürfte für beide Drüsen von einer Zelle gebildet werden. Schon dicht unter dem Isthmus scheinen die Ausführgänge in ein gemeinsames plasmatisches Polster aufgenommen (Frontalschnitt Fig. 10), vgl. auch de Beauchamp 1909, S. 98. Der Kern liegt asymmetrisch und zwar stets auf der linken Seite, außen auf den Ausführgängen und etwas mehr ventral verschoben (*Cd9*).

II. Die Kronen-Epidermis.

Bei der Besprechung der Kronenepidermis gehen wir wohl von den Flimmerapparaten aus, um später das nichtflimmernde Epithel zu beschreiben.

Wir sagten bereits in der Einleitung, daß Trochus und Cingulum in der Mundbucht enden, beide sind also medioventral unterbrochen. Daraus ergibt sich folgende Reihenfolge der Erörterungen: 1. Cingulum,

2. Trochus, 3. das Epithel der Mundbucht, 4. das Epithel zwischen Trochus und Cingulum.

1. Cingulum.

(Fig. 1—3, Taf. XX, XXI.)

Wenn auch über die Cingulumbewimperung PLATES Angaben schon sehr gut sind, so war über die Matrix der Flimmern bisher doch nichts Genaues bekannt. Erst DE BEAUCHAMPS große Arbeit von 1909 hat hierüber Resultate gebracht, die mit den unsern völlig übereinstimmen; doch haben wir noch einiges hinzuzufügen. Auf HIRSCHFELDERS Ansichten gehen wir weiter unten ein.

Eine Übersicht gibt unsre Fig. 3, ferner Fig. 1 und 2 *a*. Das Cingulum wird in der Hauptsache von einem Kranz großer Epidermiszellen erzeugt, deren Habitus seit EHRENBERG in den Zeichnungen angedeutet zu werden pflegt. An diesen Zellen ist ein protoplasmatischer Beutel, der auch die Kerne enthält, von EHRENBERG Muskelscheide genannt, von einem schmäleren, aber tangential erweiterten Teil zu unterscheiden, in dem die Flimmerwurzeln stehen. Während nun die einzelnen Zelleiber stets deutlich getrennt sind, legen sich die peripheren Teile so dicht aneinander, daß eine Grenze oft nicht mehr erkennbar ist und die aus ihnen hervorragenden Flimmern ein kontinuierliches Band bilden. Wie die Matrix, so zeigt sich auch das Flimmerband (abgesehen von der ventralen Mitte) viermal deutlich unterbrochen, nämlich an den Stellen, wo BEAUCHAMPS soies sensorielles stehen, deren Matrix von der des übrigen Cingulum getrennt bleibt. Man übersieht diese Stellen in Fig. 3*a*. Ein Paar liegt subdorsal, das andere fast genau lateral, nur ganz wenig mehr der Bauchseite als dem Rücken genähert. So zerfällt das Cingulum in fünf getrennte Stücke, ein dorsales unpaares, zwei dorsal seitliche und zwei ventrale, von denen die dorsalseitlichen wesentlich kürzer sind als die andern. Aus den tatsächlichen Verhältnissen bei *Hydatina* ergibt sich kein Grund, die beiden ventralen Stücke zur plaque buccale und nicht zur ceinture circumapicale zu zählen; wir rechnen also alle fünf Stücke zum Cingulum (vgl. auch S. 467).

Große vielkernige Zellen, sagten wir, sind es im wesentlichen, die das Cingulum aufbauen. Im ganzen haben wir ihrer 13 (Fig. 1 *a*, *b*, 2, 3, Taf. XX u. XXI). Dem dorsalen Mittelstück gehören drei an, dem Lateralstück zwei und jedem Ventralstück wieder drei. Die Kerne dieser Zellen zeigen sich in derselben Zelle von verschiedener Größe, sie haben sehr scharfe Umrisse, sind kugelig mit großem

Nucleolus[1]. Das Plasma ist dicht, besonders an der Peripherie, also stark färbbar. In jeder Zelle liegt noch ein stark färbbarer Körper von unregelmäßig kugeliger Form und der Größe, der etwas größer ist als die größten Nucleolen (Fig. 8 *e*, C_3—$_5$). Lage und Größe sind übrigens selbst bei symmetrischen Zellen oft recht verschieden. Nur in der mediodorsalen Zelle scheint der Körper stets mediane Stellung einzunehmen. Ich glaube kaum, daß es zweifelhaft ist, daß wir es hier mit den aggregierten Centrosomen zu tun haben. Bezüglich der Flimmern kann ich DE BEAUCHAMPS Beobachtungen bestätigen. Jede Wurzel besitzt am Übergang in die betreffende Flimmer ein deutliches Basalkorn. Die Reihe derselben ist jedoch so dicht, daß sie meist als dunkle Linie erscheint und nur bei günstiger Stelle und starker Vergrößerung (Apochrom. Imm. 2 mm ZEISS, Comp. Oc. 12) sich in die einzelnen Körner auflöst. Die Körnerlinie liegt etwa in der Höhe der umgebenden Cuticula. Etwas außerhalb erscheint eine zweite Linie, die blasser ist und mir die etwas vorgewölbte von den Cilien durchbohrte Zelloberfläche zu sein scheint.

Die Mediodorsalzelle C_1 hat stets vier Kerne, zwei kleinere und zwei größere; doch scheint der Betrag des Unterschiedes zu schwanken. Stets liegt ein ungleiches Paar rechts, das andre links. Der periphere Abschnitt der Zelle dehnt sich sehr breit aus, ihr gehört wohl die Hälfte der Flimmern im Dorsalstück an. Die andern entfallen auf die eng anschliessenden Zellen C_2, die je zwei Kerne haben wie auch DE BEAUCHAMP sah; (Fig. 8 *b*, *c*, *d*).

Jenseits der ersten Lücke folgen dann, die Seitenteile des Cingulum bildend, zwei stets dreikernige Zellen C_3 und C_4. Auch hier sind die Kerngrößen meist verschieden, und in jeder Zelle ist ein besonders großer Kern enthalten. Die peripheren Teile und ihre Flimmern stoßen nicht direkt aneinander, vielmehr endet der Saum der dorsalen Zelle etwas vor und dorsal von dem Beginn des Saumes der ventralen.

Das ventrale Ende des Cingulum enthält Zellen sehr verschiedener Größe (Fig. 8 *d*—*g*). Die laterale ist dreikernig mit je einem großen Kern und auch in Größe den vorigen ähnlich. Die folgende enthält sechs Kerne, unter denen sehr beträchtliche Größenunterschiede herrschen. Der Zellkörper ist eigentümlich schief, da er sehr weit außen liegt, während das zu dieser Zelle gehörige Stück Wimperkranz sich weit

[1] Daß dieser Nucleolus chromatisch ist, kann ich nicht finden. Bei Doppelfärbung mit Eosin und langer Nachfärbung in stark verdünntem Haematoxylin DELAFIELD färbt sich der Nucleolus rot, zeigt aber eine feine dunkle Hülle. Das gleiche gilt von den meisten Kernen, besonders epitheloider Elemente bei Hydatina.

einwärts erstreckt. Die Flimmerzelle am ventralen Ende des Cingulum endlich ist nur einkernig, doch ist ihr Nucleus der größte aller Cingulumkerne. Ihr Stück Flimmersaum ist nur kurz.

Im ganzen umfaßt dieser Teil, das Cingulum, also 40 Kerne in 13 Zellen.

Während frühere Autoren, sofern sie sich überhaupt für die Matrix der Cilien interessieren, die eben detailliert beschriebenen Zellen dafür ansprechen, jedoch bis auf de Beauchamp (1909) stets in viel zu großer Zahl einzeichneten, lehnt Hirschfelder, seine Beobachtungen an *Eosphora* auch auf *Hydatina* ausdehnend, S. 318ff., diese Auffassung ab, wenn er auch zugibt, daß manche seiner eignen Bilder dafür sprechen. Als Matrix beschreibt er einen dichten, fast homogenen Saum, der unter der Cuticula verläuft und die Wimperwurzeln umschließt. In diesem Saum findet der Autor oft kleine dunkle Körnchen, die von einem schmalen hellen Hof umgeben und den ebenfalls schwer sichtbaren Matrixkernen von *Eosphora* sehr ähnlich sind; doch sagt er selbst, daß ihm die Kernnatur dieser Gebilde nicht sicher sei. Übrigens warnt er auch vorher davor, bei Rotatorien öfter vorkommende Bildungen, die nur durch stärker färbbare Einlagerungen im Plasma entstünden, als Kerne zu deuten. Ich selbst habe in dem flimmertragenden Saume nie deutliche Kerne gesehen.

Die ausschlaggebenden Momente Hirschfelders folgen:

»Gegen die Annahme einer bloßen Differenzierung spricht, daß öfters mit der histologischen Grenze eine scharfe mathematische einhergeht (Fig. 26 u. 29 *M*), was wohl kaum zu verstehen wäre, wenn es sich nicht um verschiedene Bildungen handelte. Allerdings besitzen die großen Zellen, ganz ähnlich den Verhältnissen bei *Eosphora*, nicht immer einen deutlichen Kontur (Fig. 28), und wenn man nur solche Bilder zu Gesicht bekommt, könnte man sich leicht dazu entschließen, einer Differenzierung das Wort zu reden. Ferner ist noch zu bemerken, daß man hier und da ein Stück des dunklen Saumes mit Cilien antrifft, ohne daß er von Zellen unterlagert wäre, gewiß ein Verhalten, das meiner Ansicht sehr zugute kommt. Wenn fernerhin ein und dieselbe Zelle auf einem Schnitt dem Saum angelagert ist, auf dem folgenden (Fig. 27) dagegen direkt an die Cuticula, bzw. einen feinen, von dem dunklen Saum verschiedenen Hypodermisstreifen grenzt, so kann dies durch die hier vertretene Ansicht ganz zwanglos erklärt werden. Etwas gesucht dagegen klingt die Deutung aber dann, wenn man annehmen muß, daß die Zellen nicht überall da, wo sie der Cuticula anliegen, sich differenziert und Wimpern gebildet haben.«

Zunächst ist hier zu bemerken, daß die Zugehörigkeit der Flimmern zu den großen Zellen im Trochus ganz unzweideutig ist. Hier bilden

übrigens auch die Zellen nicht auf ihrer ganzen äußeren Oberfläche Flimmern. Auch zeigt ein Vergleich mit andern Tierformen, daß dies Verhalten sehr häufig ist, also keineswegs gesucht (z. B. sämtliche Flimmerzellen bei *Fritillaria*), wie auch nach den Verhältnissen schon bei Protozoen nicht anders zu erwarten wäre. Für unsern Spezialfall gibt aber natürlich der Längsschnitt interessanten Aufschluß.

Im Sagittalschnitt nun (Fig. 18, Taf. XXV) zeigt C_1 ein Bild, das allerdings etwas für die HIRSCHFELDERsche Deutung sprechen könnte. Die Flimmerwurzeln lehnen sich gewissermaßen überall eng an die Zelle an, und hinter ihrem proximalen Ende findet sich ein Einschnitt, der je nach Streckung des Tieres flacher und breiter oder tiefer und schmaler sein kann. Die Außenfläche wird nur von einer dünnsten Schicht Plasma bedeckt. Aber das innen den Wurzeln anliegende Plasma ist nirgends irgendwie von dem der Zelle abgegrenzt. Daß im Querschnitt die Furche einmal eine Grenze vortäuschen kann, ist klar. In andern Zellen aber stehen die Wurzeln nicht so am Außenrand C_3, Fig. 13. Hier sieht man besonders an Querschnitten durch die Enden der Flimmerwurzeln, daß dieselben in dem sie kontinuierlich umgebenden Plasma der großen Zelle stecken (Fig. 12). Derartige Bilder sind vollständig eindeutig und lassen sich für alle Zellen von C_3 bis C_7 erhalten. Die durch den sehr dünnen Plasmabelag etwas abweichenden Zellen C_1 und C_2 ebenso zu beurteilen, dagegen spricht nichts. Wenn man hier und da ein Stückchen Flimmersaum antrifft, das nicht von Plasma unterlagert ist, so doch eben nur im Schnitt, und das Studium der Serie beweist immer, daß das Plasma der Zelle nach dem Saume hin tangential sich ausbreitet und ebenso weit reicht wie dieser. Es kann daher wohl kein Zweifel walten, daß die Matrix des Cingulum in den großen beschriebenen Zellen zu suchen ist, genau wie es beim Trochus solche großkernigen Elemente sind, die die Flimmern entwickeln[1]. Hätte HIRSCHFELDER DE BEAUCHAMPS Arbeit von 1909 schon kennen können, so hätte er wohl dies Versehen nicht gemacht. Und warum sind die flimmertragenden Zellen so stark entwickelt? »Nur die kolossale Arbeit der Wimpern des Räderorganes, welche diesen Teilen der Hypodermis aufsitzen, macht eine so mächtige plasmatische Unterlage nötig, deren Aufgabe es ist, die Spannkräfte gewärtig der Umsetzung in lebendige Kraft bereit zu halten.« (ZELINKA, 1886.)

Bemerken möchte ich noch, daß ich eine Innervierung der Cingulumzellen nicht nachweisen konnte. Daß man sie stets in

[1] In ganz demselben Sinne spricht sich neuerlich DE BEAUCHAMP aus in seinen Remarques sur l'Histologie des Rotifères. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911, S. 289.

Bewegung sieht, spricht vielleicht dafür, daß sie automatisch schlagen (cf. S. 609).

Mit den Soies sensorielles von BEAUCHAMP ist es nicht so leicht, fertig zu werden. Wir sahen, daß die dorsalen zwischen C_2 und C_3 stehen. Es handelt sich bei ihnen nun nicht um eine Borste oder Haar (gleich dicker Cilie), sondern um eine aus solchen zusammengesetzte Wimperflamme, genau dasselbe also, was der Autor im Trochus als Membranelle bezeichnet. Das zeigt der Schnitt in jeder Richtung. Auch ist die Haltung im fixierten Präparat ebenso schön geschwungen, wie die irgend einer Cilie oder Membranelle, so daß man danach einen Unterschied nicht machen kann. Als spitzer Griffel, wie sie oft abgebildet ist, erscheint sie hier zum mindesten nicht (vgl. Fig. 14)[1]. Dieser Flimmerbusch entspringt mit einer dünnen (entsprechend seinem geringen Querschnitt) aber langen Wurzel aus einer Zelle, c_1, die wir in Fig. 14, 8*c* z. B. abgebildet sehen. Dieselbe liegt der Innenseite von C_2 an, ist spindelförmig mit großem Kern und deutlichen Nucleolus, das distale Ende biegt sich um C_2 unter den dorsalen queren Kronenmuskel (Pars coronaria M. retractoris centralis) durch an die Oberfläche, das proximale zieht sich in Richtung auf das Gehirn aus und legt sich einem Nerven an, der diese Zelle eine Strecke begleitet. Sie erreicht das Gehirn.

Eine zweite Zelle liegt unmittelbar an der Ventralseite der besprochenen, ist ebenfalls einkernig und ihr im Habitus ähnlich, doch erzeugt sie keine Wimpern. Dennoch schickt sie Fortsätze zur Oberfläche, einen scharf abgebogenen, der vor C_3 in dem kleinen Tor des Muskels die Oberfläche erreicht, und einen zweiten in lateraler Richtung. Über die Bedeutung dieser Zelle siehe beim Nervensystem (Abbildung Fig. 3, Taf. XXI; 14, Taf. XXV; 8 *b*, Taf. XXIII).

Dem ventralen Paar von Soies sensorielles gehören je zwei Wimperflammen an, die unmittelbar beieinander, die eine vor der andern, die Epidermis verlassen. Die hintere entspringt einer größeren unregelmäßig dreieckigen Zelle c_3, die sich einwärts in einen langen Fortsatz auszieht und in den Nervus lateralis inferior übergeht. Sie ist nach Typus c_1 gebaut. Die Wimperflamme ist ihr mit schmaler langer Wurzel eingepflanzt (Fig. 14, 15 *a*, Taf. XXV; 8*c* : c_2, c_3). Zugleich nimmt besagte

[1] 1909 sagt DE BEAUCHAMP: Ces soies dont l'aspect est tout à fait celui des membranelles de la couronne, ne sont pas portées par un renflement considérable mais par un petit prolongement cytoplasmique sur lequel vient se jeter un nerf bien developpé. Il est donc naturel de leur attribuer un rôle sensoriel, mais il faut dire qu'elles sont également mobiles, battant et se relevant avec les autres cils.

Zelle den Hals der vorderen (c_2) in eine flache Rinne auf (Fig. 16 *a*, *b*, Taf. XXV). Die Flimmerwurzeln in c_2 sind zu einem rundlichen Bündel gruppiert, in c_3 breiten sie sich peripher mehr auseinander, im Querschnitt ein kleines Kreissegment bildend. Entsprechend sind auch die beiden dicht bei den andern stehenden Flimmerbüsche verschieden gestaltet. Ich finde sie peripher meist dicht beisammen, wie zu einem Busch vereinigt. So bildet de Beauchamp, 1907, auch nur eine soie sensorielle an dieser Stelle ab. Die Fig. 9 bei Plate (1885) läßt aber schließen, daß beide sich auch trennen können, findet wohl so ihre Erklärung und ist daher sicher nicht als unrichtig zu bezeichnen. Der Kern dieser vorderen Zelle hat recht verschiedene Lage, meist trifft man ihn unter dem großen Lateralsinnesorgan der Krone, denn die schlanke Zelle biegt sich fast parallel dem Cingulum zwischen genanntem Organ und der Zelle C_4 hindurch, um dorsal von dieser sich an denselben Nerven anzuschließen, der auch das Sinnesorgan versorgt. Manchmal steht der Kern in diesem dorsalen Teil, manchmal, doch seltener, mehr ventral an dem Ende der Flimmerwurzel (Fig. 14 *c/a* 16 *b*, Taf. XXV). Ein solcher Fall hat mir überhaupt zuerst das Verständnis dieser Zelle ermöglicht, da man von hier deutlich die Fortsetzung derselben unter das Organ sehen konnte, den größten sonst dort gelegenen Kern aber vermißte.

In einem solchen Fall fand ich den Kern auch zuerst mit Sicherheit auf und konnte von ihm aus die Zelle weit genug verfolgen, um zu sehen, daß sie sich unter das große Seitensinnesorgan der Krone biegt. Da nun in diesem Fall bei letzterem ein Kern und zwar der größte fehlte, den ich dort sonst zu finden gewohnt war, wurde klar, daß derselbe zu unserer Zelle c_2 gehören müsse. Nachdem ich einmal auf die richtige Spur gekommen war, gelang es mir dann auch in den anderen Präparaten die Zelle genau zu verfolgen und fand dieselbe in allen Fällen in denselben Beziehungen. Immerhin ist es interessant, daß die Lage des Kernes hier beträchtlich wechselt.

Was bedeuten nun diese Zellen? Wir haben oben schon de Beauchamps Dilemma vermerkt. Ich glaube, daß es sich hier nicht um Sinneszellen, sondern um Hilfsapparate von solchen handelt. In der nächsten Nähe jeder dieser Membranellen endet nämlich ein feines Nervenfädchen, hier liegt also wohl (an mehreren Membranellen zweifellos) eine sensible Nervenendigung vor, der unsere Membranellen vielleicht einen lebhaften Wasserstrom zuzuführen bestimmt sind.

Wenn sich natürlich auch nicht ausschließen läßt, daß die Funktion der soies sensorielles eine rein motorische in gleicher Art wie bei den Trochuszellen ist, so scheint mir doch die Verschiedenheit der Be-

ziehungen zum Gehirn, die ja bei den ersteren wesentlich enger ist, eher für eine Verschiedenheit der Funktion zu sprechen.

Im ganzen können wir also dem Flimmerapparat des Cingulum 46 Kerne in 19 Zellen zurechnen.

2. Der Trochus

(Fig. 2*b*, 3*a*, Taf. XXI),

ist charakterisiert dadurch, daß seine Flimmern nicht einzeln stehen, sondern stets mit einander zu Bündeln (Membranellen DE BEAUCHAMP) vereinigt sind, die von beträchtlicher Stärke und Länge oder auch nur relativ dünn und kurz sein können. Ferner ist, wie PLATE und BEAUCHAMP ebenfalls bereits beschrieben haben, der Ring des Trochus kein einfacher; ich beschreibe ihn als dreireihig. Außerdem lassen sich deutlich einzelne Stücke erkennen, von denen sich unsrer Meinung nach am schärfsten markieren ein mittleres, ein lateraldorsales und ein lateralventrales (Fig. 3, Taf. XXI). Letzteres biegt sich schon mit seinem Ventralrande dem der andern Seite stark entgegen und findet seine Fortsetzung auf den Seitenwänden des Mundes. Zwischen den dorsalen Stücken schiebt sich jederseits ein kleineres ein. Die Wimperbündel der äußeren Reihe sind stets die stärksten, einwärts gegen den Mund hin werden sie schwächer.

Im ganzen kann ich DE BEAUCHAMP zustimmen, der im mittleren Teil zu hinterst auf einem deutlichen Vorsprung vier starke Membranellen und davor sieben in querer Reihe findet. Für letztere fand ich öfters auch acht; erstere sind der Zahl nach sehr konstant. Weiter gegen den Mund folgt die Doppelreihe Wimperflammen, die DE BEAUCHAMP, 1907, die dorsale Begrenzung des präoralen Wimperfeldes nennt. Von den mehr seitlichen Partien gibt PLATE (1885, S. 28) folgende Beschreibung:

»Jederseits von diesen (nämlich den mittleren Wimperflammen) und nur durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, sind zwei andre und nicht ganz so große Hervorwölbungen angebracht, die so dicht zusammen stehen, daß sie häufig wie ein Polster erscheinen. Auf der inneren stehen zwei, auf der äußeren fünf bewegliche Griffel« (nach DE BEAUCHAMP zwei, selten drei bzw. fünf, häufiger sechs oder sieben). »Nach innen von dieser Hügelreihe laufen zwei weitere Reihen kleiner Haare hintereinander. Die Cilien, welche die Seitenränder des inneren Kelches bilden, stehen sämtlich nicht in direktem Zusammenhang mit den eben beschriebenen des dorsalen Randes. Sie bilden zwei Reihen, deren äußere . . . weit stärker ist als die innere. Bei beiden werden

die Wimpern in der Nähe des Trichtergrundes kleiner und gehen hier in das kleine Flimmerepithel über, welches bis zum Kauapparat herabzieht. Die Rückwand des inneren Kelches zeigt unterhalb des geschilderten Wimperbesatzes noch eine äußerst zarte Strichelung, die ... aus winzigen Härchen gebildet zu sein scheint«. Zwischen den langen Cilien des äußersten Wimperkranzes finden sich an vier Stellen stärkere Borsten, zwei am dorsalen und vier am ventralen Rande. Fügen wir noch DE BEAUCHAMPS Bemerkung zu: «Les deux rangées latérales sont doublées chacune d'une rangée de cils ordinairs tres régulièrement intercalés entre elles», 1907, und berichtigen, daß es sich hier auch um Membranellen handelt, so haben wir ungefähr dasselbe Bild, das wir oben entwarfen.

Interessant ist nun, wie sich dieser dorsale Teil des Trochus aus wenigen großen Zellen aufbaut. Die größten Wimperflammen, sowohl die mittleren T_1' als die lateralen T_1''', als auch die zwischen beiden stehende kleine Gruppe (kurz Zwischengruppe) gehören nämlich einer einzigen großen, sehr merkwürdig gestalteten Zelle an, die also den gesamten Dorsalrand des Trochus bildet. Von dem erhöhten Kissen, auf dem die Mittelbüsche stehen, senkt sich das Plasma rasch, in zwei Arme geteilt in die Tiefe und verläßt die Oberfläche, biegt sich dabei vor allem bauch-, dann auswärts, gewinnt die Cuticula wieder (Fig. 17, Taf. XXV) und zieht in gegebener Richtung weiter bis zur Zwischengruppe; gerade hier ist der Plasmakörper winklig zurückgebogen, und ebendiesem dorsal gerichteten Winkel ist der Zwischentuff eingepflanzt. Die Richtung nach außen bleibt nur kurze Zeit, dann biegt sich die Zelle herum, und umfaßt so als Bogen den Dorsolateralwinkel des Trochus. Sie ist dabei nicht überall gleich breit, wie Fig. 8 und 3 zeigen. An der beschriebenen Plasmamasse hängen vier Beutel, welche je einen großen Kern enthalten; die mittleren gleich an den Armen zu beiden Seiten des Mittelpolsters, die lateralen unter der bogenförmigen Endstrecke. Die Kerne gleichen im Bau denen der Cingulumzellen. Am Plasma kann man eine grobkörnigere Innenschicht von einer feineren hellen Außenschicht unterscheiden. Die Abgrenzung der Zelle gegen die benachbarten Trochuselemente ist überall deutlich, um so mehr kann man aus dem Fehlen jeglicher Grenzlinie im Innern der besprochenen Plasmamasse bei den verschiedenen Färbungen auf ihre Einheit schließen. Die vier Centrosomen sind jedoch in der Regel nicht vereinigt, sondern finden sich einzeln, je eines in der Nähe jedes Kernes.

Was den Flimmerapparat betrifft, so besteht er also aus fünf Gruppen von Flimmerbüscheln oder Membranellen, dem mittleren, den Zwischengruppen und den seitlichen.

Der einzelne Büschel zeigt sich, sowohl in Seitenansicht wie Querschnitt, wie schon länger bekannt, deutlich aufgebaut aus einer Mehrzahl von Einzelcilien (Fig. 42 *a*, *b*, Taf. XXXVIII). Diese stehen annähernd in Reihen, die in der Mittelgruppe ungefähr sagittal, in den Seitengruppen radiär zur Längsachse des Tieres stehen. Solcher Reihen scheinen es meist vier zu sein. In jeder finde ich wieder ungefähr neun Cilienquerschnitte, so daß wir im ganzen auf dem annähernd rechteckigen Schnitte ungefähr 35 Punkte als Ausdruck der einzelnen Cilienquerschnitte hätten. Der rechteckige Durchschnitt ist am deutlichsten dicht über bis dicht unter der Cuticula. Die Wimperflamme zeigt sich bei ihrem Austritt aus der Haut dicker als dicht über derselben, lockert sich weiter außen wieder und spitzt sich gegen das Ende zu. Doch läuft sie nicht wirklich spitz aus, sondern etwas zerfasert (Fig. 17). DE BEAUCHAMP (1909, S. 141) führt letzteres allerdings auf Reagenzwirkung zurück.

Wie gesagt, bleibt der Wurzelkomplex jedes Büschels, besonders in den Seitenteilen, zunächst für sich (Fig. 15 *a*) gesondert von den benachbarten und zeigt den ungefähr rechteckigen Durchschnitt recht deutlich. Sehr bald aber verlieren die Wurzeln der Seitengruppen ihre Trennung, und gleichzeitig wird ihre radiäre Ausdehnung geringer. So entsteht ein einheitlicher, in die Tiefe rasch sich verjüngender Streif von Wurzelschnitten. Bei den rasch zusammendrängenden Wurzelbündeln der Mittel- und Zwischengruppen überwiegt, sobald sie einheitlich geworden, kaum noch eine Dimension über die andre. Die Verhältnisse beim Durchtritt der Cilien durch die Cuticula sind beim Cingulum besprochen.

Die Zahl der zu einer Reihe gehörigen Büschel läßt sich am besten an ihrer Basis oder dicht unter oder über der Cuticula feststellen. Weiter in der Tiefe macht das Zusammentreffen der Wurzelbündel dies unmöglich, weiter distal stört die oft sehr verschiedene Stellung der einzelnen Bündel. So kann eines oral, das andre aboral gebeugt sein, oder das eine ist stark gebeugt, die benachbarten ziemlich aufgerichtet, so daß leicht ein in abweichender Lage befindliches Bündel übersehen wird. Entspricht dies Bild des fixierten Objektes dem Leben, wie ich es direkt beobachten konnte, so begreift man leicht, wie schwer es ist, alle Membranellen gleichzeitig zu sehen und am lebenden Tier ihre Zahl richtig zu bestimmen, zumal da bei der bogenförmigen Anordnung der Seitengruppe leicht in der Dorsal- und Ventralansicht die äußersten Membranellen sich gegenseitig verdecken.

Bezüglich der unsrer Zelle eingepflanzten Wimpergruppen finde ich folgende Zahlen: Mittelgruppe stets vier (wie DE BEAUCHAMP) Zwischen-

gruppe stets zwei; wenn de Beauchamp (1907) hier auch drei fand, so erklärt sich das wohl so, daß dorsal von ihnen ein Bündel steht, das aber einer andern Zelle angehört, sich übrigens etwas zwischen die beiden Wimperschöpfe der Zelle T_1 einkeilt, so deren sonst rechteckigen Querschnitt etwas modifizierend (Fig. 8); Seitengruppen in sieben Präparaten: beiderseits neun, beiderseits acht, acht bzw. neun, beiderseits acht, beiderseits neun, acht bzw. neun, acht bzw. neun. Wenn also de Beauchamp Plates (l. c.) Angabe von fünf auf sechs oder sieben erhöht, so muß ich sagen, daß ich stets eine noch größere Anzahl fand. Bei einigen der Neunfälle waren zwei Bündel auffallend dünn, so daß man direkt dieselben auf ein gespaltenes hätte beziehen können; doch war dies durchaus nicht überall der Fall, wo ich neun Bündel zählte. Unter acht Bündel dürfte auch nach meinen sonstigen Beobachtungen die Zahl selten herabgehen. Zum mindesten beweisen jedoch diese Beobachtungen, daß die Flimmern nicht auf eine konstante Zahl Bündel verteilt sind. Gerade an dieser Stelle sind die großen dickwurzeligen und breit getrennten Bündel so deutlich zu übersehen und so im dicken Querschnitt sicher zu zählen, daß ein Fehler ausgeschlossen ist. Dasselbe läßt sich in gleichem Maße von keiner andern Membranellenreihe sagen. So beanspruchen diese Zahlen einen besonderen Wert. Immerhin ist die hier vorkommende Schwankung der Zahl eine recht geringe.

Genau ventral von der beschriebenen Zelle finden wir ein zweites sehr großes Element des Trochus T_2, das sich zwischen die Arme von T_1 mit der Hauptmasse seines Plasmas einschiebt und, ventral verbreitert, den ganzen dorsalen Innenrand einnimmt, also von vorn gesehen annähernd einem sehr stumpfwinklig gleichschenkligen Dreieck gleicht, dessen Basis an den Enden ein wenig nach außen gebogen sind. Dazu kommt jedoch, daß der verdickte mittlere Teil des Plasmas in eine flache Brücke übergeht, die dicht unter die Cuticula vor den Armen von T_1 hinzieht, deren Mittelpolster mit den Flimmerwurzeln umgreifend und dorsal derselben mit einer zweikernigen Plasmapartie zusammenhängt, die sich hinter T_1 und dem vorderen Ringmuskel von der Cuticula etwas in die Tiefe erstreckt (Co_2) und eine der Zellen der Coronarcuticula darstellt (Sagittalschnitt Fig. 18, Frontalschnitt Fig. 17, Taf. XXV). So erscheint der vierteilige mittlere Flimmerschopf von T_1 gewissermaßen von hinten her durch einen Ring hindurch gesteckt, wie auch Ansichten von vorn deutlich zeigen (Fig. 19, Taf. XXV).

Die dorsal von T_1 gelegene zweikernige Zelle, die also mit T_2 verbunden ist, werden wir später besprechen.

An Kernen weist T_2 fünf auf: drei größere und zwei kleinere, die in der Regel symmetrisch verteilt sind. Dies, sowie die für T_1 leicht feststellbare genau gesetzmäßige Ordnung der Kerne, scheint zu erlauben, auch die einzelnen Kerne als konstante, also einzeln von Individuum zu Individuum homologisierbare Elemente aufzufassen. Die Bauverhältnisse der T_2-Kerne stimmen mit denen im Cingulum überein.

Der Flimmerapparat unsrer Zelle ist ein sehr großer und, was das auffälligste ist, aus Wimperbüscheln sehr verschiedener Stärke zusammengesetzt. Die größten Membranellen bilden einen gerade ventral von der Mittelgruppe der vorigen Zelle stehenden Fächer, in dem Plate sechs, de Beauchamp sieben Büschel zählt. Meine Zählungen ergaben sieben als Regel; bei den sieben Präparaten, bei denen ich den ganzen Trochus durchgezählt habe, fand ich 7, 5, 8, 7, 8, 7, 7. In dem ersten Fall von acht war ein Paar genau so geordnet, als ob man ein gewöhnliches Büschel etwas schief frontal durch geschnitten hätte, und dem entsprach auch ihre Stärke. Dieselbe ist sonst etwas verschieden, dürfte ungefähr sechs- bis siebenmal (zwei) bis drei Wimpern betragen.

Außer diesem Fächer gehörte unsrer Zelle ein Teil der Doppelreihe von Membranellen an, die das Mundfeld dorsal abschließt. Sie wird von ungefähr 21—25 größeren dorsalen und 30—35 kleineren ventralen Flimmerbüscheln gebildet. In jeder Reihe sind die mittleren die stärksten, besonders erreichen die vier mittleren der dorsalen Reihe fast die Stärke der Büschel des Fächers. Ungefähr richtig charakterisiert dürfte die Stärke derselben in der hinteren Reihe durch 2—3 × 4—6 Cilien, in der vorderen durch 1—2 × 2—4 Cilien sein.

Da wir sonst in ein und dieselbe Zelle nur ungefähr gleich starke Wimperbüsche eingepflanzt treffen, so habe ich lange die Vorstellung festgehalten, es handle sich bei T_2 um einen Komplex von Zellen, doch ist es mir nicht gelungen, sichere Zellgrenzen zu ermitteln. Es könnte nämlich an sich sehr wohl die unterste Flimmerreihe zur vordersten sonst wimperlosen Zelle des Mundfeldes gehören, dafür sprechen sehr Bilder wie Fig. 18, Taf. XXV, wo wir deutlich die Grenzen zwischen dieser und T_2 eine Strecke weit verfolgen können und die in Frage kommenden Wimpern offenbar eher ersterer Zelle zuzurechnen sind. Nur konnte ich zwischen beiden Wimperreihen nie eine Zellgrenze feststellen. Doch mag dies an den ungünstigen Lageverhältnissen scheitern. Daß die dorsale Reihe der Zelle T_2 angehört, kann ich sicher behaupten, da die Enden der Flimmerwurzeln ihrer Büschel oft deutlich dorsal von der Zellgrenze in dem körnigen Plasma zu sehen sind.

Endlich erhebt sich noch die Frage: Ist T_2 selbst ein einheitliches

Gebilde? Tatsache ist, daß sich auf ihrer Hinterfläche meist eine Einziehung findet, die einen dorsalen, in der Mitte breiteren Teil von einem ventralen abgrenzt; manchmal hat man auch den Eindruck, als ob sich von hier vielleicht eine feinste (nicht ganz vollständige) Grenzlinie verfolgen ließe. Es könnte sich hier um eine von vorn zwischengeschobene Zelle handeln, die, von etwas rhombischer Oberfläche, sich rasch besonders von den Spitzen (lateralen Winkeln) her verjüngen würde, und der die drei mittleren Kerne angehörten, sowie der dorsale Fächer, während die beiden großen Lateralkerne der Membranellenreihe zugehören würden. Wenn auch die eigenartige Form dieser Zelle und die Lage ihrer Begrenzungsfläche deren Nachweis in den gewöhnlich gerichteten Schnittserien schwierig machen könnte, so ist mir dieser doch auch in keiner schiefen Schnittrichtung gelungen, und da sonst im Trochus die Zellgrenzen in denselben Präparaten schön deutlich hervortraten, so bin ich zu der bestimmten Meinung gekommen, daß die Dorsalreihe der Membranellen und der Fächer zu einer einheitlichen Zelle T_2 gehören.

Mundwärts von der Außengruppe der Membranellen in T_1 finden wir dann noch zwei Fächer von Wimperbüscheln, die jeder einer besonderen Zelle angehören.

Die äußere von beiden T_3, die sich unmittelbar in den seitlichen Bogen von T_1 hineinschmiegt, hat ebenfalls unter der Oberfläche eine Bogenform; besonders unter dem medialen Teil ist das Plasma stärker angehäuft und tiefer in die Leibeshöhle eingesenkt. Hier enthält es einen großen Kern, der nach Art der Cingulumkerne gebaut ist. Aus der Kerngegend tritt ein Plasmafortsatz an den lateral abzweigenden Teil des M. retractor dorsalis magnus. Die Flimmerbüschel sind zahlreicher als in dem Fächer von T_1. Ich zählte 12 beiderseits (*c/a* 9 in T_1), 11 beiderseits (*c/a* 8), 10/12 *c/a* 8/9, 12/12 *c/a* 8/8, 12/11 *c/a* 9/9, 12/12 *c/a* 9/8 und 11/11 *c/a* 8/9. Schon aus diesen Zahlen geht hervor, daß die Bündel dieses Fächers zwischen die desjenigen von T_1 nicht «très régulièrement intercalées» sein können. Die Stärke dieser Büschel beträgt ungefähr zwei bis drei zu fünf bis sechs Cilien. Die oberflächlich getrennten Wurzeln ordnen sich tiefer genau so um, wie beim dorsalen Fächer.

Der innerste Fächer enthält die schwächsten Membranellen, die übrigens in der Mitte noch stärker sind als außen. Ihrer zählte ich 7/6, 6/6, 5/6, 6/5, 6/6, 7/7, 7/7, so daß 6—7 wohl die gewöhnliche Zahl sein dürfte. Sie entspringen dem relativ schmalen Halse einer langgestreckten Zelle T_4 (Fig. 3), ihre Wurzelbündel vereinigen sich daher

schon dicht unter der Oberfläche und nehmen bald einen kegelförmigen Raum ein. Die Basis der Zelle liegt ziemlich tief an der Ventralseite des lateralen Kernbeutels von T_1 und an c_3; der proximale Teil, der den Kern enthält, ist ziemlich cylindrisch, liegt schräg von dorsal außen und etwas hinten nach ventral innen, wo er Stütze an den Zellen des ventralen Trochusteiles gewinnt. Hier geht er in den Hals über, der, sich zurückbiegend, wieder an T_3 zu liegen kommt. So schlingt sich die Zelle gewissermaßen um zwei in dieser Gegend transversal verlaufende Muskelfäserchen: M. dorsooralis posterior und Pars accessoria major des M. retractor centralis (S. 568). Der Kern entspricht im Bau dem der Cingulumzellen, das Plasma ist hell und locker gefügt.

Wir kommen nun zum ventralen Teil des Trochus. Es wird derselbe gebildet von jederseits drei großen Zellen, deren Oberflächenteil bogenförmig ist, dorsal stärker gekrümmt als ventral. Dies gilt besonders für die äußere Zelle. An ihr und besonders der innersten ist auch der dorsale Teil dicker als der ventrale. So nimmt die letztere an der Oberfläche die Form einer krummen Birne an.

Die äußerste der Zellen T_5 trägt eine Reihe Flimmerbüschel von der Stärke wie T_1, die mit den Spitzen divergierend einen breiten Fächer bilden. Ihre Wurzeln verhalten sich wie bei der Seitengruppe von T_1. Ihre Zahl mag mit denen der andern Zellen gleichzeitig gegeben werden. Der sehr große Kern liegt in einem von der Dorsalpartie der Zelloberfläche ziemlich tief eingesenkten Plasmabeutel.

Die zweite Zelle T_6 legt sich innen in den Bogen von T_5 hinein, erreicht aber weder dorsal noch ventral dessen Ende. Entsprechend trägt sie einen Fächer mit einer geringeren Anzahl Flimmerlappen als jene, obgleich dieselben kleiner sind, etwa die Größe derer von T_3 haben. Der Kern(wie bei den andern gebaut) liegt im dorsalen Teil des Zellleibes, der dadurch jedoch nicht sackartig ausgebuchtet wird.

Die dritte Zelle T_7 endlich schmiegt sich an T_6 an, diese jedoch ventral etwas überragend. Auch ihr Kern ist wie der der Cingulumzellen gebaut und liegt in der dickern dorsalen Gegend der Zelle (Fig. 3). Dieselbe trägt zwei Flimmerapparate, erstens einen kleineren Fächer, der zur Membranellenreihe der vorigen Zelle schräg steht, und zweitens dorsal und mundwärts von ihm ganz an der Innenseite herablaufend eine Flimmerschopfreihe. Die Flimmerbüsche der letzteren haben etwa die Stärke der dorsalen Randreihe des Mundfeldes, die mittleren des Fächers ebenso, die äußeren dagegen sind hier viel schwächer. Die Wurzelbündel der Reihe bleiben oberflächlich getrennt, um sich dann zu vereinigen und eine kontinuierliche vorn mehrfache Reihe von

Flimmerwurzeln zu bilden, die des Fächers konvergieren rascher und sammeln sich in einem mehr kegelförmigen Gebilde.

Die Zahlen der Wimperbüschel sind in den sieben Präparaten:

	I	II	III	IV	V	VI	VII
für T_5	12/12	12	12/12	11/10	12/12	—	10/10
für T_6	7/7	7/7	8/8	8/8	8/8	—	7/7
für T_7 (Fächer)	7/7	—	8/8	7/6	8/7	—	7/7
für T_7 (Reihe)	11/11	—	10/10	11/10	10/10	10/9	10/11

Danach würde die Außenreihe 10 bis meist 12 Membranellen, die mittlere sieben bis acht, der Fächer meist sieben bis acht, aber viel geringere und die innerste Reihe zehn bis elf derselben tragen. Eine größere Zahl von Untersuchungen würde vermutlich noch einige größere Abweichungen von der Norm ergeben.

Durch die ventrale und dorsale Verkürzung der Mittelzelle entsteht hier zwischen der äußeren und inneren eine Bucht. In derselben erheben sich auch Flimmerbündel, aber von ganz anders gearteten Zellen, die wir später kennen lernen werden und mit dem Buchstaben *t* bezeichnen.

Bezüglich der Innervation der Trochuszellen sei bemerkt, daß ich mit Sicherheit nur zwischen T_4 und dem N. lateralis ant. eine Verbindung gesehen habe. Wenn Plate vom Gehirn von dessen Vorderecken jederseits drei Nervenpaare ausgehen sah, »welche diejenigen Matrixverdickungen versorgen, die den inneren Kelch des Räderapparates, vornehmlich die Polster für die großen seitlichen Borstenbüschel bilden, so kann ich dies nur auf unsre N. n. laterales (s. u.) beziehen, die aber, besonders die beiden hinteren Paare, mit dem Trochus sicher nichts zu tun haben. Nichtsdestoweniger spricht die Tatsache, daß die Wimperflammen des Trochus nur hin und wieder, nicht dauernd in Tätigkeit sind, eher dafür, daß sie innerviert sind. S. a. im zweiten Teil.

3. Die Mundbucht.

(Fig. 2*b*, Taf. XXI.)

Jetzt steigen wir in die Mundbucht hinab, deren große Flimmerzellen wir weiter mit den Buchstaben T als T_8, T_9, T_{10} und T_{11} bezeichneten.

T_8 bildet in stark gestreckten Tieren die unmittelbare Fortsetzung von der Membranellenreihe T_5, in weniger stark gestreckten kann man zweifeln, ob mehr T_5 oder T_6 fortgesetzt wird. Die Reihe von Flimmerbüscheln zählt meist sieben Glieder, deren einzelne die gleiche

Stärke haben wie in T_1 oder T_5, doch etwas lockerer gefügt erscheinen, besonders im Bereich der Wurzeln, deren Bündel dadurch heller und breiter erscheinen (Fig. 20, Taf. XXV), auch verwischt sich die Trennung sehr rasch. Der große einkernige Plasmaleib ist weit von der Oberfläche abgedrängt.

An die Innenfläche von T_7 lehnt sich dann T_9 mit einem kleinen meist viergliederigen Fächer (Fig. 2 *b*), dessen einzelne Flimmerlappen wohl etwas schwächer sind als in die von T_7. Die ziemlich langgestreckte Zelle mit einem Kern wie die Nachbarn, ist in Fig. 20*a* zu sehen.

Quer vor das Ende von T_8 lagert sich der breite, annähernd rechteckige Oberflächenteil der Zelle T_{10} und zwar so, daß derselbe ventral mit T_8 abschneidet, dorsal aber beträchtlich über dieselbe hinausragt. (Fig. 2 *b*). Der Wimperapparat von T_{10} ist eine breite Bürste aus kurzen Wimpern und nähert sich den Verhältnissen an den übrigen Trochuszellen dadurch, daß die Cilien nicht gleichmäßig auf der Zelloberfläche verteilt sind, sondern einzelne Gruppen in Gestalt unregelmäßiger, quer zur Zelle verlaufender Streifen bilden, (Fig. 2 *b*). Der recht beträchtliche Plasmaleib ist caudalwärts in die Tiefe versenkt und enthält stets zwei große Kerne von der gewöhnlichen Art der Trochuskerne (Fig. 20 *d*).

Es entsteht so durch die Flimmerapparate der Zellen T_7, T_8 und T_{10} eine rechtwinklige Nische, die nach rückwärts offen ist (Fig. 2 *b*). In dieser erreicht eine größere Anzahl kleiner Zellen die Oberfläche, ebenso die Zelle T_{11}. Diese Nische wird nach oben rückwärts abgeschlossen von dem Fächer von T_9, doch drängt sich zwischen dieser und T_7 noch der schmale Hals einer kleinen Zelle durch, um von dorsal her in die Nische zu gelangen. Im caudalen Teile bildet der Ventralrand einer kurz und gleichmäßig bewimperten Zelle des Mundfeldes die dorsale Begrenzung der Nische, die so zu einem rechteckigen schmalen Felde abgegrenzt wird (Fig. 2 *b*, Taf. XXI).

Auf diesem Felde treten nun, wie bereits berichtet, die Flimmern von T_{11} vor, deren Wurzeln eine geschweifte Linie bilden. Dieselbe folgt dorsal außen der Grenze von T_8 und zieht dann schräg durch das rechteckige Feld, einen größeren vorn dorsal außen gelegenen, von einem kleineren hinteren trennend. Der Apparat besteht aus einzelnen langen starken Flimmern, die sich gruppenweise an die Flimmerbüsche der kleinen Zellen anschließen. Der mehr rundliche Zellkörper, der aber durch die Hälse der kleinen Zellen eigenartig modifiziert wird, wie schon seine Oberfläche zeigt, enthält einen großen Kern (Fig. 20 *b*).

Außer diesen mit starken Flimmern versehenen Zellen treffen wir

noch eine schwach oder unbeflimmerte ausgedehnte Fläche in der Mundbucht, an der wir zwei Gebiete, ein schmales ventrales zwischen den beiden Bürsten T_9 und ein breites dorsales unterscheiden können.

Das Ventralfeld wird von sieben Zellen gebildet (Fig. 8 *g*, Taf. XXIII und 3 *b*, Taf. XXI). Die beiden größten Ce_{12} schließen direkt an die Cingulumzellen C_7 an, erreichen aber die Mitte nicht. Hier schieben sich von dorsal her zwei kleinere Zellen Ce_{13} keilförmig ein. In Fig. 8 *g*, Taf. XXIII übersieht man die Reihe, die diese vier ventralen Zellen bilden. Sie überlagern auch noch mit einem flachen dorsalen Fortsatz die Zellen der inneren Reihe (Ce_{14}, $_{15}$), diese in ihrem ventralen Teil von der Mundhöhle abschneidend. Die vier Zellen tragen an ihrer freien Oberfläche eine feine gleichmäßig kurze Bewimperung, die sich ebenso scharf von der Flimmerung des Cingulum, wie von der des Trochus und der benachbarten Bürstenzelle T_{10} unterscheidet und können daher wohl weder der einen noch der andern Formation zugerechnet werden.

Bemerkenswert ist noch, daß stets eine gewisse Asymmetrie herrscht, indem die rechte stets unter den beiden mittleren Zellen Ce_{13} kleiner ist und nicht so weit ventral herabreicht als ihr Partner, wenn auch der Grad der Differenz etwas wechselt.

Die dorsale Reihe ist dreizellig, die mittlere Zelle, lang und schmal, die seitlichen breiter. Der eigentliche Körper aller ist durch die vorigen vom Lumen getrennt, nur dorsal erreichen sie die Oberfläche und bilden hier zugleich als zweifach gekerbte ventrale Lippe den unteren Rand der Mundöffnung.

Die Zellen sind alle einkernig und ihr Plasma ist gleichmäßig feinkörnig. Im Centrum von dieser siebenzelligen Platte findet sich noch ein äußerst kleines Kernchen ohne deutlichen Nucluolus, von dem ich nichts weiter ermitteln konnte, was es bedeutet (Ce_{16}); dem Habitus nach ist es nervöser Natur.

Bezüglich des dorsalen Teiles des Mundfeldes ist daran zu erinnern, daß entsprechend dem Einschnitt zwischen der dorsalen Lippe und den seitlichen zwei tiefe Furchen beiderseits im Dorsalfeld vorwärts ziehen und die dorsalen und lateralen Flächen trennen. Bei sehr stark gestreckten Tieren finden wir sie allerdings mehr verstrichen.

Ganz vorn anschließend an den Trochus haben wir zunächst eine flimmerlose Strecke, die an den Seiten und den Furchen von jederseits zwei kleinen einkernigen Zellen mit blaß färbbarem, lockerem Plasma gebildet wird, die wir in Fig. 2 *b*, Taf. XXI; Fig. 8 *d*, *e*, Taf. XXIII; Fig. 21, Taf. XXVI sehen (Ce_{10} und $_{11}$). Die Zellen ziehen sich nach rückwärts lang und spitz aus und gewinnen Anschluß an den M.

dorsooralis posterior (siehe diesen). In der Mitte gehört diese Strecke der Zelle Ce_0 an (Fig. 8), die wir schon beim Trochus kennen lernten, wo wir ihr die Erzeugung der innersten trochalen Wimperreihe zuschrieben. Sie endet nach hinten zugespitzt an den lateralen Falten (Fig. 21, Taf. XXVI; Fig. 8 *d*, Taf. XXIII).

Hinter dieser flimmerlosen Strecke finden wir dorsal und lateral breite mit langen dünnen Flimmern besetzte Felder.

Die Dicke der Epidermis ist auf diesen Feldern ebenso wie auf dem unbeflimmerten Teil gering, aber das Plasma ist dichter, feinkörniger und stärker färbbar. Dazu kommen die es überall senkrecht durchsetzenden Flimmerwurzeln (Fig. 18, Taf. XXV).

Durch eine circulär verlaufende Zellgrenze erkennen wir die Zusammensetzung dieser Gegend aus zwei Ringen hintereinander. Zu dem vorderen gehört jederseits eine große Zelle mit lockerem Plasma, die von der Tiefe der Furche aus, wo sie der Oberfläche breit anliegt, sich verjüngend nach hinten und seitwärts in die Körperhöhle sich auszieht, wo wir denn auch noch außerhalb des M. sphincter oris ihren großen Kern treffen (Fig. 2 *b*, Taf. XXI; Fig. 20 *b*, Taf. XXV, Fig. 21, Taf. XXVI: Ce_1).

Der hintere Ring gehört zwei Zellen (Ce_2) zu, die von rückwärts mit einem dünnen unter dem M. sphincter oris hindurchziehenden Halse an ihn herantreten (Fig. 22, 20 *a*). Der Leib der Zelle mit dem Kern liegt also ziemlich weit dorsal neben den Kernen der Oberlippe, das Plasma dieser Zellen erscheint feinkörniger und homogener.

In Fig. 20, 22, 2 *b* sehen wir hinten und außen auch noch etwas rückwärts verschoben diesen Zellen eine andre (Ce_3) anliegen, die etwas helleres Plasma hat und ebenfalls einkernig ist. Auch sie zieht sich in einen dünnen Hals aus, der sich ganz flach an die Hinterseite der vorigen anschmiegt und mit ihr unter dem Muskel durchschlüpft, dann verbreitert sie sich, bildet (Fig. 21, Taf. XXVI) lateral das Epithel zwischen der vorigen Zelle und der seitlichen Lippe, an dessen Vorderrand einen nicht eben breiten, flimmernden Streifen erzeugend. Dicht an der kleinen Seitenlippe scheint sie zu enden.

Zwischen diese bewimperte Strecke und die bis an die oben beschriebene Nische reichende Zelle schiebt sich nun eine nicht flimmernde Strecke ein, die ventral breiter als dorsal ist. Sie scheint mir einigen Epithelzellen zuzugehören. An T_9 schließt sich dorsal und hinten eine ganz ähnlich gebaute große Zelle (Ce_7), der nur der Flimmerapparat fehlt. Besonders vorwärts am Rande von T_9 entlang scheint sie die

Matrix der Cuticula zu liefern. Fig. 20 *a*, Taf. XXV zeigt sie der Länge nach getroffen angeschmiegt an die Nachbarzelle.

Auf dem Felde hinter der eben geschilderten Zelle treffen wir dann noch fünf Kerne. Zwei große Ce_5und $_6$ (siehe auch Fig. 3 *b*, Taf. XXI) gehören Zellen an, die Fig. 20 *c*, Taf. XXV, im Längsschnitt zeigt. Ihr rundlicher Körper, der in seinem feinkörnigen Plasma einen großen runden Kern enthält, setzt sich durch das an dieser Stelle besonders dichte Gewirre von Muskelfasern halsartig mit dem peripheren Teil in Verbindung, der einen kleinen Wimperpinsel trägt. Durch ihren Habitus entfernen sich diese Zellen wesentlich von den übrigen bisher besprochenen Epidermiszellen und nähern sich den bipolaren Zellen, die wir sogleich weiter unten besprechen müssen.

Die andern drei Kerne sind sehr klein. Einer, Ce_7, vor den genannten Zellen ziemlich dorsal gelegen (Fig. 2 *b*, 20 *b*) ist der einzige in seiner Zelle, welche ein epitheliales Element ist mit einem hellen kaum färbbaren Plasma. Die beiden andern kleinen Kerne Ce_8 und $_9$ gehören einer einzigen Zelle an, die ebenfalls epitheliales Gepräge zu haben scheint (Fig. 20 *d*, 2 *b*). Doch ist mir die Deutung dieser beiden Zellen infolge der Schwierigkeit, die der komplizierte Bau dieser Gegend bietet, und ihrer Kleinheit nicht zweifellos geworden. Eine Zelle, Ce_{17}, schließt sich endlich noch ganz ventral an, zwischen die große Bürstenzelle T_{10} und den Pharynx sich einschiebend und hier das Epithel bildend (Fig. 2 *b*, 3 *b*, Taf. XXI).

Von den Lippenzellen an wird das Epithel beim Pharynx besprochen.

4. Das Kronenfeld.

(Fig. 3 *a*, Taf. XXI.)

Die dünne Epithelstrecke zwischen Cingulum und Trochus (Fig. 3) gleicht im wesentlichen dem Epithel des übrigen Körpers. Ich finde die Cuticula nicht dünner als dort, allerdings ist die Subcuticula meist stärker und zeigt auch lebhaftere Färbbarkeit und gröbere Granulation als jene. Auch ist die Plasmaanhäufung um die Kerne bedeutender. Dies wird nur teilweise damit zusammenhängen, daß die Mehrzahl meiner Serien nicht von maximal gespreizten Kronen stammt. Natürlich spielt Ausbreitung und Einziehung bei diesem Organ eine ganz besonders wichtige Rolle.

Als Bildner der Cuticula beteiligen sich auf dieser Strecke jederseits acht Zellen. Ventral von der Cingulumzelle C_1 liegt ein Zellkörper mit zwei Kernen, Co_1, ein ebensolcher (Co_2) liegt auf der Dorsalfläche von T_1. Letzteren hatten wir ja schon besprochen, als die Zelle mit der

T_2 sich oberflächlich über die Arme von T_1 hin in Verbindung setzt. Die Zelleiber beider Zellen erstrecken sich also ziemlich weit in die Tiefe und sind gegen die Oberfläche, beengt durch querlaufende Muskeln, nur schmal mit der Subcuticula in Verbindung (Fig. 2 *b*).

Seitlich von diesen Zellen finden wir jederseits ein Paar (Co_3, Co_4), das einen quergestreckten Körper hat, mit dem es breit der Cuticula aufliegt. Sie liegen beide zwischen den beiden Partes coronariae M. retr. centralis. Zwischen sie schiebt sich von der Seite her der Innenzipfel einer weiteren Zelle gleichen Charakters. Co_5, die die Decke über der Zelle C_4 und dem Sinnesorgan bildet, und gegen die Mitte bis zur Öffnung des retrocerebralen Apparates reicht. Weiter seitwärts finden wir die Subcuticulazellen wieder tiefer versenkt. Zwei derselben lehnen sich an die Ventralfläche der Zelle C_4 und schicken hier auswärts von dem starken Muskel eine Verbindung zur Haut, Co_{13} und $_{14}$ (Fig. 8 *d*, Taf. XXIII). Die Subcuticula der Ventralzipfel des Kronenfeldes gehört einer Zelle an, deren Körper und Kern stark in die Tiefe verlagert sich neben der Trochuszelle T_8 finden (Co_6, Fig. 3 *a*, Taf. XXI und Fig. 20 *b*, Taf. XXV).

Die ventrale Spitze des Coronarfeldes, d. h. der nur von dünner Subcuticula unterlagerten nackten Cuticula trennt nämlich noch die Zellen T_8 und C_7. Somit sind Trochus und Cingulum noch weit im ventralen Anschnitt getrennt und es liegt kein Grund vor, zum mindesten nicht für die Zellen C_5 und C_6, diesen Teil des Cingulum zu einer Plaque buccale zu rechnen. Im ganzen sind hier also 16 Subcuticulakerne beteiligt.

Dazu kommen die Zellen Co_7 am Cingulum und die Kerne Co_{8-12} des Sinnesorganes, vgl. S. 587, so daß wir zwischen Trochus und Cingulum im ganzen 28 epitheloide Kerne haben.

5. Bipolarzellen.

(Fig. 20, Taf. XXV.)

Endlich haben wir noch eine größere Anzahl Zellen zu betrachten, die in der Krone liegen und mit einem Fortsatz das Epithel erreichen, zum Teil auch Wimpern tragen und sich dadurch als epitheloide Elemente charakterisieren. Ob man sie allerdings nicht auch zum Nervensystem rechnen dürfte, kann zweifelhaft erscheinen. Sie zeigen unter sich viel Verschiedenheit im Verhalten, und mir scheint daher die Verhandlung, was sie bedeuten, am besten erst nach der Einzelbesprechung geführt zu werden. Der Grundtypus der Mehrzahl ist folgender. Sie besitzen einen spindelförmigen, dabei dickeren oder dünneren Zellkörper,

der sich central in einen feinen Fortsatz auszieht, gegenüber in einen mehr oder weniger langen Hals übergeht, der an der Cuticula endet. An guten Schnitten kann man an diesem Hals außer der Grenzschicht noch eine helle Außen- und eine sehr feinkörnige Markschicht erkennen. Die Kerne sind nicht groß, relativ dunkel mit deutlichem kleinen Nucleolus. Das Plasma ist gleichmäßig feinkörnig und ziemlich stark tingierbar, enthält aber stets mehrere Vacuolen, von denen eine proximal und eine distal vom Kern ziemlich konstant auftreten. Infolge der Lage kann die Längsachse der Spindel gebogen erscheinen und es können so einige abweichende Formen entstehen.

Einige Zellen von anders geartetem Bau behandeln wir gleichzeitig, da sie mit den hier gelegenen Zellen nahe räumliche Beziehungen besitzen.

Die erste Gruppe solcher Zellen finden wir dorsal in der Krone unmittelbar hinter den Zwischenschöpfen der Trochuszelle T_1. Es sind jederseits zwei Zellen, t_{17} und t_{18}, von denen die eine größere langgestreckt ist und daher relativ schlank erscheint, während die andre recht kurz ist und der ersten anliegt. Die Längsachse dieser beiden Zellen steht senkrecht zur Cuticula. Dicht rückwärts von der Pars coronaria oralis M. retractoris centralis erreichen die Zellen mit schlankem Halse, an dem ich den Anteil jeder einzelnen nicht mehr unterscheiden konnte, die Subcuticula, durchsetzen diese aber nicht sogleich, sondern biegen sich rechtwinklig ventral um, und erreichen, so zwischen Cuticula und Muskel durchtretend, die Oberfläche dicht hinter der oben genannten Flimmergruppe. An dieser Stelle finden wir nun zwei Bildungen, die wohl sicher auf unsre Zelle zu beziehen sind. 1. eine starke Wimperflamme, die von de Beauchamp mehrfach beobachtete dritte Membranelle der Gruppe, die sich jedoch schon durch die schwache Färbung ihrer kurzen Wurzeln in den Präparaten deutlich als besonderer Natur kennzeichnet (Fig. 23, Taf. XXVI). Daneben steht einwärts eine sehr kleine ringförmige Verdickung der Cuticula, in deren Mitte aus einer kleinen Öffnung ein paar feinste Sinneshärchen vorsehen (Fig. 8 *a*, Taf. XXIII). Ich war nicht in der Lage zu entscheiden, wie sich diese Endorgane auf die beiden Zellen verteilen. Ja ich kann nicht einmal sicher ausschließen, daß nicht etwa die größere Zelle sich als Subcuticularelement darstellt und an jenen Endapparaten gar nicht beteiligt ist. Dann würden wir den Flimmerbusch auf die kleinere Zelle beziehen müssen und die Sinnesborsten auf einen feinen, die Zellen begleitenden Nerv. Dieselben verbinden sich nämlich basal mit dem Centralnervensystem. Die Gründe für und wider können erst beim Nervensystem erörtert werden.

Es ist hier wohl der Platz, die eigenartige Zelle Co_7 zu besprechen, die wir bereits als unmittelbare Nachbarin von C_1 erwähnten. Auch sie steht basal mit dem Nervensystem in Verbindung. Man könnte sie im allgemeinen als eine transversal gestellte Spindel darstellen, deren peripherer, halsförmig ausgezogener Teil dicht neben dem Lateralsinnesorgan die Oberfläche erreicht. Hier habe ich keine Spur von Sinneshaaren oder dergleichen wahrnehmen können. Das gleiche gilt von einem schräg rückwärts gerichteten Zellfortsatz, der am distalen Pol des eigentlichen Spindelkörpers entspringt und relativ kurz unter einer kleinen Arkade der Pars coronaria dorsalis M. retractoris centralis dicht vor dem Cingulumstück C_3 die Oberfläche erreicht. Auch dieser Zelle Bedeutung mag (wie auch die der noch zu beschreibenden) beim Nervensystem noch einmal durchgesprochen werden.

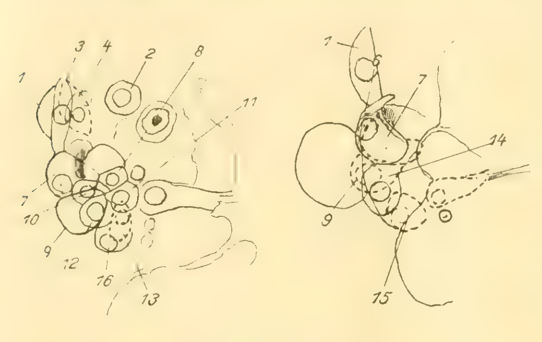
In der ventralen Hälfte der Krone haben wir zunächst zwei Flimmerapparate zu erwähnen, die sich eng an den ventrolateralen Trochusfächer anschließen. Man erinnert sich wohl noch, daß infolge der geringen Oberflächenausdehnung von T_6 dorsal und ventral von deren Membranellenreihe zwischen T_5 und T_7 eine Lücke bestehen blieb, in der Zellen unserer Gruppe die Oberfläche erreichen.

Die dorsale Gruppe besteht aus drei Zellen (t_1, $_3$, $_4$, Fig. 3, Taf. XXI; 20 *a*, Taf. XXV). Die große schlanke am weitesten lateral gelegene Zelle streckt sich direkt von hinten nach vorn, ihr schmiegt sich medial und dorsal ein kleineres schlankes Zellchen an, und von dieser ragt dorsal eine dicke Zelle in die Leibeshöhle vor (Fig. 8 *d*, *e*, 21). Alle drei Zellen gehen in schlanke Hälse über, die wir im Querschnitt Fig. 8 *d*, Taf. XXIII rechts noch in derselben Ordnung beieinander sehen, wie die Zellen lagen. Dann aber biegt einer, mir scheint der der mittleren Zelle, nach außen ab, um ein feines Flimmerläppchen, aber von beträchtlicher Länge, in direkter Verlängerung der Reihe T_5 zu entwickeln.

Auch in den beiden andern erkennen wir nun die Flimmerwurzeln. In der medialen bleiben dieselben ein einheitliches Bündel, in der lateralen weichen sie dagegen zu zwei, dann zu vier auseinander. Diese vier Bündel umgreifen (Fig. 8 *c*) schon jenes in einem Halbkreis, und unter weiterer Auflösung der Wurzelbündel umfaßt endlich die Zelle t_1 die benachbarte t_4 ringförmig und um das dicke Bündel Flimmern, das letztere entwickelt, bildet erstere einen Wimperkranz, so daß ein dicker kompakter Cilienbusch entsteht. Diese Anordnung ist eine sehr hübsche und auffällige, wenn auch die Bedeutung der ganzen Zusammenstellung mir nicht klar ist. Den inneren Flimmerbüschel glaube ich bestimmt auf die Zelle t_4 zurückführen zu können.

In der ventralen Bucht handelt es sich nur um den Flimmerapparat, soviel ich sehe, einer einzigen Zelle. Der lange schmale Schopf geht mit feiner Wurzel in den langen Hals der Zelle t_6 über. Wir sehen diesen dann dem M. retractor. lat. sup. anliegen, den er hakenförmig umgreift, sich in den Zellkörper erweiternd (Textfig. 1).

Die große Masse der in Rede stehenden Zellen, 11 an der Zahl, erreichen die Oberfläche in der oben beschriebenen Nische zwischen den Zellen T_7, T_8, T_9 und T_{10}. Hier kann man wieder eine Gruppe unterscheiden, die in dem hintersten Teile des Feldes zur Cuticula tritt und deren Zellkörper den dorsalen hinteren Teil der Gruppe bilden. Es sind das die mit t_{13}, $_{15}$, $_{16}$ bezeichneten Zellen, eine besonders weit hinten gelegene kleinere und zwei größere von ebenfalls völlig konstanter Lage (vgl. auch Textfig. 1).



Textfig. 1.

Zwei successive Schnitte durch die ventrale Gruppe von Bipolarzellen in der Krone. Schnittrichtung senkrecht zu der der Fig. 20, Taf. XXV. Rechts = medial, links = lateral.

Die restlichen acht Zellen liegen bis auf eine dicht beieinander und neben der eben erwähnten Dreiergruppe; vorn schließen sich an t_{13} und t_{15} zunächst drei Zellen an (10, 11, 12) Fig. 20, Taf. XXV, Textfig. 1), von denen 12 in der Mitte liegt und durch großen Kern und schöne Eiform ausgezeichnet ist. Auch die einwärts gelegene Zelle 11 hat einen großen Kern, wird aber stark von der Umgebung eingeengt. 10 liegt 12 außen an und ist kleinkernig. Ein zweites kleinkerniges Zellchen liegt innen vor 11, es ist t_8 unsrer Figuren. Den schon beschriebenen Zellen liegen noch außen auf die Zellen 9, 7, 6, 14. Von ihnen ist ja 6 bereits als zu einem besonderen Apparat gehörig beschrieben, auch die 6 eng benachbarte Zelle 7 schmiegt sich dicht an den Muskel.

Die Zelle 14, am meisten ventral, liegt schon in einem Winkel zwischen die Zellen C_6 und T_{10} eingekeilt, 9 liegt dorsal und außen von ihr. Alle diese Zellen, besonders 6, 7 und 9 haben große runde Kerne.

Zu dem Felde, wo die Hälse der genannten sieben Zellen enden, begibt sich auch noch der einer großen, ganz für sich gelegenen Zelle 2.

Sie hat ihren Platz weit dorsal und medial und ihr Hals erreicht nach kurzem Verlauf dicht an T_7 die Subcuticula, biegt aber dann ventralwärts um, um oberflächlich zwischen den Zellen T_7 und T_9 zu verlaufen und zwischen Cuticula und dem Ende der Pars coronaria M. retractoris centralis sich durchdrängend, sich den übrigen peripheren Zellfortsätzen dieser Gegend zu vergesellschaften (Fig. 20 *a*, Taf. XXV rechts).

So dicht geschlossen, wie die Zellhälse nebeneinander liegen, dürfte es im Längsschnitt derselben unmöglich sein, einzelne zu verfolgen. In einer sehr feinen Querserie würde das vielleicht eher gelingen. In einer günstigen derartigen Stelle zähle ich deutlich sieben solcher Querschnitte, eine Zahl, wie sie sich auch aus der Beurteilung der Zellkörper, besonders der Richtung, die der Hals zunächst nimmt, ergeben hatte. Dagegen habe ich darauf verzichtet, die Stelle der einzelnen Zellen unmittelbar an der Oberfläche festzustellen.

Wo die Zellfortsätze die Oberfläche erreichen, finde ich einen dichten Besatz mit feinen, langen Wimpern, an denen ich jedoch Wurzeln nicht unterscheiden konnte.

Endlich sei hier noch einer Körperzelle gedacht, die in der Nähe des Ovariums liegt, wir hatten sie mit der Bezeichnung t_{19} schon als Nachbarin der Subcuticulazelle Cb_{23} erwähnt. Ihr Bau gleicht völlig dem der hier beschriebenen Zellen, nur sind die Fortsätze des kurz spindelförmigen Körpers viel länger; der periphere erreicht die Cuticula dorsal und medial vom Subcuticulakern Cb_9 (Fig. 2 *a*, Taf. XX).

Der retrocerebrale Apparat wird mit dem Gehirn zusammen besprochen werden, da es bisher nicht möglich ist, genau ihn von diesem abzugrenzen, wenn auch über den retrocerebralen Sack in dieser Beziehung keine Schwierigkeit besteht.

Im ganzen besitzt also *Hydatina* in den eben erwähnten Zellgruppen am Körper und Schwanz 108 Subcuticulazellen; dazu kommen 19 Drüsenkerne und zwei jener letzterwähnten Elemente, im ganzen also 129 Kerne. Ferner liegen in der Krone im Cingulum 46, im Trochus 19, in der Mundbucht 43, zwischen Trochus und Cingulum (einschließlich Sinnesorgan) 28 und als bipolare Zellen 36, also in der Krone insgesamt 172 Kerne, so daß die ganze Epidermis mit ihren Bildungen uns 301 konstante Kerne zeigt.

C. Die Eingeweide.

I. Der Darmkanal.

1. Der Pharynx.

(Taf. XXIII.)

Die Besprechung der Eingeweide beginnen wir mit dem Darmkanal und zwar mit dessen vorderstem Teil, dem Mastax. Der Name wurde von Gosse nur für dieses Organ und nur für die Rotiferen eingeführt, präjudiziert nichts und ist zweifellos korrekt. Wenn Gosse dagegen die Mundwerkzeuge der Rädertiere auf die der Insekten bezieht, somit den Mastax als Mund anspricht, so ist dem bereits mehrfach widersprochen, und wie uns scheint mit Recht. Gehen wir vom verdauenden Abschnitt (Magen-Darm) nach vorn, so gelangen wir durch einen kurzen Gang, den wir wohl passend als Oesophagus bezeichnen, in den Mastax, der daher seine Lage nach einem Schlundkopf entsprechen würde, wie ja auch schon der Ausdruck Pharynx für ihn gebräuchlich ist, diesen halten wir ebenfalls für richtig und benannten in Rücksicht darauf den weiten vor ihm liegenden Trichter, der dorsal vom Trochus umfaßt wird, als Mundbucht. Solche anatomisch-topographische Benennungen mit der Keimblätterfrage zu verquicken, scheint uns unzweckmäßig. Es steht natürlich noch die Frage zu beantworten, ob der Pharynx der Rotatorien ecto- oder entodermal ausgekleidet wird, ebenso übrigens auch bezüglich des Oesophagus; vgl. Zelinka, de Beauchamp (1909); nicht aber kann die Entwicklungsgeschichte entscheiden, ob hier ein Pharynx vorliegt oder nicht.

Die Gesamtform des Mastax entspricht der von Gosse und späteren ganz richtig gegebenen Beschreibung völlig. Das Organ ist ungefähr kugelig, an den Polen vorn und hinten abgeflacht und läßt an Ventral- und Unterseite deutlich die Gliederung in drei Teile, zwei seitliche annähernd halbkugelförmige Lobi und einen unpaaren Mittelteil erkennen; letzterer drängt sich stark ventral vor, so daß der Äquator hier eine scharfe Krümmung aufweist.

a. Skelet.

Bei der komplizierten Struktur des Organes bauen wir es am besten vor dem Leser auf.

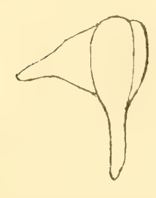
Die Nomenklatur der einzelnen Teile verändern wir möglichst wenig gegen die der früheren Autoren, wenn auch die von ihnen gewählten Bezeichnungen mit dem wirklichen Aussehen der Teile bei

Hydatina kaum eine Ähnlichkeit haben. So behalten wir den Namen Incus für den großen ventromedian gelegenen Teil bei; ebenso den Namen Malleus im Gosseschen Sinne für die dorsal-seitlichen Teile, die die stärkste Aktion zeigen.

Die Substanz der Hartgebilde dürfte kaum Chitin sein. Sie lösen sich schwer in Kalilaugen. de Beauchamp (1909, S. 182) fand bereits, daß sie sich gegen Kalilauge widerstandsfähiger zeigen als die äußere Cuticula. Ich finde, daß sie durch die Einwirkung 35%iger Lauge in der Kälte in 24 Stunden, bei 100° in einer halben Stunde nicht gelöst werden. Wirkliches Kochen konnte ich natürlich nicht ausführen. Auch bei Brutofentemperatur von 60° halten sie der Kalilauge lange stand. Nach diesen Vorbehandlungen zergehen sie auch nicht wie die Cuticula, wenn man mit Wasser auswäscht, widerstehen dann auch noch verdünnter Säure. Führte ich die Laugenbehandlung im Thermostaten unter dem Deckglas aus und schützte durch einen Cuvettendeckel vor zu starker Austrocknung, so dickt sich die Lauge doch bei 60° etwas ein. Wurde dann nach 2—3 Stunden die Lauge mit Wasser ausgewaschen, so zergingen die Kauapparate vollständig (was ein Copepodenpanzer nicht tut). Oft bleiben noch die Zähne des Uncus zurück, unversehrt. Hat jedoch die Laugenbehandlung sehr lange gedauert, so lösen auch sie sich gleich nach dem übrigen Kauapparat. In concentrierter Schwefelsäure löst sich der Kauapparat schon nach kurzer Erwärmung auf 60°. Mit Chlorzinkjod (vgl. Zander 1897) färben sich die Teile allmählich und nicht sehr intensiv braun; beim Auswaschen trat rötliche, schließlich blaß lila Färbung ein. In dem Verhalten gegen Farbstoffe finde ich sie recht verschieden. Alle färben sich nach Apathy nicht, ebensowenig mit Alauncarmin oder bei Behandlung mit Flemmingscher Flüssigkeit. Dem sehr verdünnten Delafieldschen Haematoxylin gegenüber verhalten sich bei selbst 24stündigem Einwirken (Pikrinsublimatfixierung) die Zähne der Unci völlig refractär, während sich die meisten Teile licht rötlich blau tingieren und nur die Platte des Fulcrum eine intensive knorpelartige Färbung annimmt. Fast überall sind die Skeletteile von einem feinsten Häutchen überzogen, welches das Haematoxylin so intensiv aufnimmt, daß es im Querschnitt wie eine feine schwarze Grenzlinie erscheint. Säurefuchsin färbt bis auf die Zähne den Apparat schon im absterbenden Tier schwach rot, nach Maceration mit Lauge und Auswaschen sogar sehr intensiv. Doch bleiben auch hier die Zähnchen und die Bürsten ungefärbt. Wenn de Beauchamp das Lichtgrün als spezifischen Farbstoff für den Zahnapparat empfiehlt, so ergibt sich doch aus seinen Figuren, daß

die Zähne selbst und Bürsten sich ihm gegenüber ebenso refractär verhalten wie dem Säurefuchsin gegenüber.

Selbständige Skeletteile unterscheiden wir insofern mehr als Gosse, als uns die Teile des Hammers Uncus und Manubrium gegeneinander völlig selbständig zu sein scheinen, und gelenkige Verbindung untereinander diese Selbständigkeit natürlich nicht beeinträchtigt. Jedenfalls lassen sich beide bei Maceration am leichtesten trennen. Dagegen scheinen uns die Abschnitte des Incus, Fulcrum und Rami eher eine einheitliche Bildung. Wir werden unten jedoch auf diese Frage noch näher einzugehen haben, da sie nicht ganz leicht und bestimmt zu entscheiden ist. Ferner schiebt sich jederseits ein kleines Chitinstückchen zwischen Uncus und Incus ein, das wir als Subuncus bezeichnen wollen[1]. Die Zahl der selbständigen Stücke des Kauapparates ist bei uns somit sieben: der unpaare Incus, die kleinen paarigen Cavulae, die beiden Unci und die beiden Manubria. Mit letzteren beginnen wir die Besprechung; den Ausdruck Malleus werden wir im ganzen vermeiden.



Textfig. 2.
Manubriumumriß in genau medialer Ansicht. Links = ventral, unten = caudal.

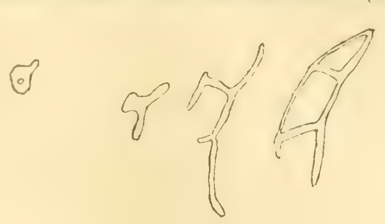
Das Manubrium allein hat bei unsrer Form eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Hammer, besonders bei Betrachtung seiner Innenoder Außenseite (Fig. 27 *a*), da von einem Mittelstück, das wir Clava nennen, und das sich nach hinten in eine schlanke Cauda auszieht, ein stumpferer dorsaler und ein spitz zulaufender ventraler Fortsatz ausgehen (Textfig. 2).

Die Keule hat im vorderen dicken Kopf einen annähernd viereckigen Durchschnitt (Textfig. 3), Ecken ventral innen, außen, dorsal außen und innen. Da die beiden Innenwinkel etwas stumpf sind, ist die Außenseite größer als die innere. Denken wir uns ein solches Prisma mit einem Schnitt, der an der ventralen äußeren Kante ansetzt, schief abgeschnitten, so daß von der dorsalen Innenkante nach hinten zu am meisten stehen bleibt, besonders da der Schnitt hier mehr in

[1] Ursprünglich hatte ich das Gebilde Clavula genannt, dem Aussehen nach. Um jedoch nicht unnötige neue Namen zu schaffen, nehme ich jetzt die von de Beauchamp, 1909, S. 181, gegebene Benennung subuncus an, obgleich es mir nicht klar ist, ob damit nicht vielleicht die ganze unter dem Uncus gelegene Hautfalte gemeint ist, oder nur wie bei mir das in derselben enthaltene Skeletstück. Im ersteren Falle wäre es vielleicht doch praktischer, beide Namen zu behalten. Sonst mag noch bemerkt sein, daß unsre Untersuchungen die de Beauchamps durchaus bestätigen. Abweichungen, nicht aber Ergänzungen sind natürlich besonders hervorgehoben.

die Längsrichtung übergeht, so haben wir etwa die Form der Clava mit ihrem Schwanzfortsatz.

Vergleichen wir die Schnitte. Fig. 8 *k* und *l* zeigen nur den rundlichen Durchschnitt der Cauda. In Fig. 8 *k* links und *i* rechts (Textfig. 3) wird nun der Schnitt drei strahlig, doch interessieren uns hier nur der ventrale und laterale Strahl; diese Wanddurchschnitte gewinnen an Ausdehnung, und alsbald zeigt sich auf jedem eine neue annähernd senkrecht zu ihm gestellte Lamelle, die sich bald gegenseitig berühren und verschmelzen (Fig. 8 *i* rechts, Textfig. 3). So ist dann ein viereckiger rings vom Chitin umwandeter Raum entstanden, der auf seiner Vorderseite von einer rundlichen Kuppel überwölbt wird. Dieselbe ist besonders dorsal schön gerundet, während im ventralen Teil die Innenwand steiler, die Außenwölbung flacher ist, so daß einwärts von der Mitte eine Kante zustande kommt.



Textfig. 3.
Schnitte durch das Manubrium, aus einer Querschnittserie. Links weitest caudaler, rechts vorderster Schnitt.

Der breite, stumpfe Processus posterior ist ein einfaches gebogenes Stück Chitin, das aus einer Verlängerung der Innen- und Vorderwand des Caput gegen den Rücken hin besteht. Beide Wände krümmen sich ziemlich allmählich ineinander über; die gemeinsame First biegt sich jedoch ziemlich stark caudalwärts. Eine Außenwand kommt nicht zustande; die der Clava überragt dorsal die Querwand nämlich nur in einer schmalen Kante (Fig. 24*b*, Taf. XXVI).

Deutlich dagegen ist die Außenwand beim langen Processus anterior, doch geht sie so gebogen in die Vorderwand über, daß man sie auch als deren umgeschlagenen Außenrand bezeichnen könnte, und läuft bereits in halber Länge des Processus aus. Sie ist die direkte Verlängerung der Außenwand des Caput. Vorder- und Innenwand stoßen dagegen in ziemlich scharfer First zusammen, die als griffelartiger Fortsatz ventral ausläuft (Textfig. 2).

Das Gesamtgebilde zeigt also eine annähernd dreieckige Innenseite, die ventral und hinten in einen Fortsatz ausläuft und nach innen concav gebogen ist, und an den Ansatzstellen der Querwände je eine seichte Rinne hat (Textfig. 3). Die Vorderfläche ist annähernd halbmondförmig, in zwei Richtungen gekrümmt, von innen nach außen und von dorsal nach ventral. Der Scheitel letzterer Krümmung sieht

ziemlich genau nach vorn. Die erstere ist besonders dorsal schön ausgeprägt, während ventral die Fläche mehr als Ganzes von innen vorn nach außen hinten abgeschrägt ist. Die Kuppel des Caput erhebt sich als deutliches Hügelchen aus dieser Fläche und fällt besonders rückwärts steil ab. Dorsoventral verläuft eine Rinne durch Überhöhung des Außenteiles entstanden über ihn, nach rückwärts verstreichend. Sie bildet die Gelenkpfanne für den Uncus. Der Außenrand erhebt sich unten zu einem aufgesetzten Wulst (Schnitt 32 *h*, Taf. XXVII, Textfig. 4).

Eine deutliche Außenwand finden wir nur im Bereich des Caput und des dorsalen Teiles des Processus anterior. Dagegen übersieht man von außen den Eingang in den Hohlraum des Caput und unter die Chitinfalten des Processus anterior und posterior. Alle drei werden von je einer Zelle ausgefüllt, mit einem feinkörnigen, sich wenig intensiv färbenden Plasma und einem ziemlich großen blassen Kern. Das Plasma der Clavazelle erstreckt sich übrigens von vorn her noch eine Strecke weit in die Cauda hinein, die hier somit einen ringförmigen Querschnitt hat (Textfig. 3).



Textfig. 4.
Oben Längsschnitt durch einen Uncuszahn, unten durch den ganzen Malleus (Uncus zwischen zwei Zähnen getroffen).

Der Uncus (Fig. 24, 27), als Ganzes stellt eine in zwei Ebenen gekrümmte Platte vor, die aus einer Anzahl Zähne gebildet wird mit der sie tragenden und verbindenden Substanz.

Im ganzen haben wir fünf Zähne, von denen jedoch der letzte deutlich dreiteilig ist. Dieselben bestehen, wie wir sahen, aus einer im verdünnten Delafieldschen Haematoxylin nicht färbbaren Substanz, die also in fast all unsern Schnitten völlig durchsichtig und weiß erscheint. Die große Widerstandsfähigkeit der Zähnchen gegen Kalilauge wurde bereits erwähnt. Solcher Stäbchen haben wir im ganzen also sieben (manchmal acht). Die ventralen sind die längsten und stärksten, auch die am meisten gekrümmten; die dorsalen sind kaum gekrümmt und besonders das letzte sehr fein. Gegen den seitlichen Margo basalis konvergieren die drei ersten Zähne auf einen Punkt; der vierte läuft dem dritten fast parallel, kaum konvergierend, der fünfte dem vierten wieder parallel oder divergiert etwas. Mit diesen konvergieren von der Basis her der sechste und der siebente, so daß sie nach innen sich dicht an ihn anlegen, ihre Spitzen ganz eng zu-

sammen kommen und manchmal wie ein Zahn erscheinen. Das siebente Stäbchen steht der Basis des ersten fast parallel. Der Margo basalis ist kaum gekrümmt, da aber besonders das zweite Stäbchen innen vor die Nachbarn geschoben, so ist die Reihe weiter medial gekrümmt (Fig. 26 *a*). Im ganzen ist die Richtung der Zähnchen eine Funktion ihrer Stellung in der Gesamtreihe, also, daß bei achtzähnigem Uncus die Richtung der mittleren Stäbchen etwas anders ausfällt als bei siebenzähnigem.

Die Verschiedenheit der Zahnzahl ist nicht auf das Ineinandergreifenmüssen der Zahnreihen beider Seiten zu beziehen, fand ich doch alle Kombinationen; Mastaces mit zwei gleichen oder solche mit verschiedenen Unci.



Textfig. 5.
Der Uncus, Lig. incudi uncicum und Culmen montis. Links = innen, rechts = außen.

Betrachtet man den Uncus von der vorderen Fläche im Macerationspräparat, so sieht man zwei deutliche Linien annähernd quer zu den Zähnchen verlaufen (Fig. 24, Textfig. 5). Diese sind hervorgerufen von der zweiten, die Zähnchen tragenden Substanz. Dieselbe unterlagert von der Basis bis zur nächsten Linie die Stäbchen als eine wellblechartig gebogene Platte, in der wir ganz deutlich sieben Rinnen erkennen, von denen natürlich die ventralen die weitesten sind. Weiter einwärts setzt sich die zweite Substanz nur noch zwischen den Zähnchen fort, ihre Unterseiten freilassend. Dies Verhalten erstreckt sich bis zur inneren Linie, bis zu welcher auch von der Basis her ein feines dunkel färbbares Häutchen, das wir oben S. 473 erwähnten, Ober- und Vorderseite des Uncus überzieht. Während hier dann am Ende der Zwischensubstanz der Überzug der hinteren sich in den der vorderen Fläche umschlägt, ragen die Zähne scharf zugespitzt völlig frei ins Innere des Kauapparates vor; einen ganz zart blauen Hauch erhält die Oberfläche bei Delafield-Färbung doch. Diese unbedeckte Strecke ist an den großen ventralen Zähnen beträchtlich (Fig. 24, 27), an den kurzen dorsalen minimal. Der dunkle Überzug läßt deutlich erkennen, daß jedes Stäbchen auf der Vorderseite eine feine Furche hat, so daß der Querschnitt herzförmig erscheint. Auf der Unterseite des Uncus, besonders

im Bereich der vorderen Querlinie finden sich Rauhigkeiten, die der Muskelinsertion dienen; an der Basis endlich ist die Tragplatte die einzige noch vorhandene Substanz, indem die Stäbchen auch hier zugespitzt enden. Sie wulstet sich hier noch etwas nach hinten vor (Textfig. 4), wie man auch auf Macerationspräparaten erkennen kann, und ist besonders an der Strecke ventral bis zum vierten Zähnchen zu einer Art Gelenkkopf ein wenig verdickt und stark färbbar.

Gebildet scheint der Uncus von einer einzigen Zelle, die im Winkel zwischen Uncus und Manubrium liegt (Fig. 32 *i*, Taf. XXVII E_{24}).

Der Incus (Fig. 25, 26, 27), besteht, wie schon gesagt, aus drei Teilen, dem unpaaren ventralen Fulcrum und den paarigen dorsalen Rami.

Die Hauptmasse des Fulcrum bildet eine in der Medianebene des Tieres stehende viereckige Platte, die Lamina, die ventral etwas verdickt ist. Sie besteht aus einer sich mit Haematoxylin knorpelartig färbenden Masse (Bismarckbraunreaktion negativ), die an den Seiten vorn und hinten noch von jenem feinen Häutchen umzogen wird, das wir S. 473 beschrieben. Einwärts von diesen finden sich noch Spuren einer mit Eosin und Orange färbbaren Substanz, die am Ventralende einen dickeren Überzug bildet. Sie gleicht feine Unebenheiten in der Grundsubstanz aus, die den Seitenflächen am macerierten Skelet ein dorsoventrales gestreiftes Aussehen geben (vgl. auch de Beauchamp, Textfig. X, C) und für das Ventralende in Textfig. 7 dargestellt sind. Kurz vor dem Ansatz der Rami verjüngt sich die Lamina plötzlich, und ihre Substanz geht rasch aber kontinuierlich in eine wenig färbbare über, während der dunkle Überzug an den Stellen der Verjüngung zwei deutliche Kanten bildet (Schnittfig. 8). Den verjüngten dünnen Teil des Fulcrum nennen wir mit Hirschfelder Funda. Anfangs schien mir derselbe hier bei *Hydatina* anders gebaut als bei *Eosphora*.

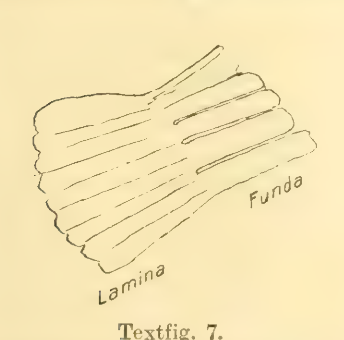
Nur der caudale Teil der Funda ließ auf den Schnitten nämlich die Spaltung in zwei Lamellen erkennen. Der vordere dagegen sah wie eine unpaare mediane Platte aus, die sich zwischen die Rami keilt und durch die dunkle Hautsubstanz mit ihnen verbunden ist. Diese geht auch im übrigen kontinuierlich von der Funda auf die Rami über; aber mir will scheinen, daß ganz caudal zwischen beiden Kontinuität besteht; am dünnsten ist die Funda in ihrem mittleren Teil. Nun zeigen aber macerierte und gefärbte Fulcra auch in den vordersten Teilen die Zweiteilung deutlich (Textfig. 6, 7); auch sieht man hier sehr schön, wie die Fundablätter aus einzelnen Streifen bestehen, von

denen die untersten die breitesten sind. Vielfach sieht man ferner deutlich, wie ein feiner Streif kontinuierlich in die Spitze der Rami übergeht, jedenfalls ihnen noch anhaftet, wenn sonst die Skeletteile schon alle getrennt sind. (Übrigens stellt DE BEAUCHAMP diesen dünnen Teil als ungespalten dar.)

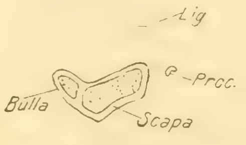
Die Rami, deren Befestigung am Fulcrum wir schon besprachen, bestehen wieder aus zwei Teilen, die wir leicht von der Hinterseite übersehen, einem kleineren ventralen und einem größeren dorsalen (Fig. 25). Die Hinterseite[1] präsentiert sich uns im ganzen als halber Mond, nur ist die Krümmung dorsal eine Strecke weit eingebogen, so daß eine deutliche Spitze sich absetzt. Die Oberfläche erhebt sich vom Innen- und Außenrande zu einem Kamm (Textfig. 8), der nicht ganz die Mitte einnimmt, sondern ein wenig, dorsal übrigens beträchtlicher, der Innenkante genähert ist, beiläufig auch ein wenig geschweift ist. Sie erhebt sich ventral höher als dorsal. Zu ihr steigt die innere Fläche gleichmäßig schräg an, während der Anstieg von außen deutlich concav ist, zuerst nur flach — diesen Teil bezeichnen wir mit GOSSE als Alula — nahe dem First aber sehr steil. Unter diesem Steilanstieg findet sich ein großes Loch zum Eingang in die Höhlung des Innern (Apertura sinus scapae). Der Außenrand der Alula krümmt sich scharf in die Dorsalfläche über. In diesem ziemlich einheitlichen Relief markiert sich der ventralste Teil deutlich als ein selbständiges Hügelchen an der Medianebene, dessen dorsolateraler Abhang steil abfallend zwar von der Alula bedeckt wird, der sich aber



Textfig. 6.
Optischer Frontalschnitt durch die Funda fulcri nach einem mit Kalilauge isolierten und mit Säurefuchsin gefärbten Präparat. Unten = caudal.



Textfig. 7.
Seitenansicht des durch Kalilauge isolierten Fulcrum. Links = ventral; unten = caudal.



Textfig. 8.
Schnitt durch den Ramus aus der rechten Seite eines Frontalschnittes. *Lig*, Ligamentum incudi-uncicum; *Proc*, Processus anterior manubrii.

[1] Der Ramus ist nach Entfernung des Fulcrum so gelagert gedacht, daß seine dorsale und ventrale Spitze in einer Horizontalen liegen, der Außenrand etwas tiefer steht als der innere.

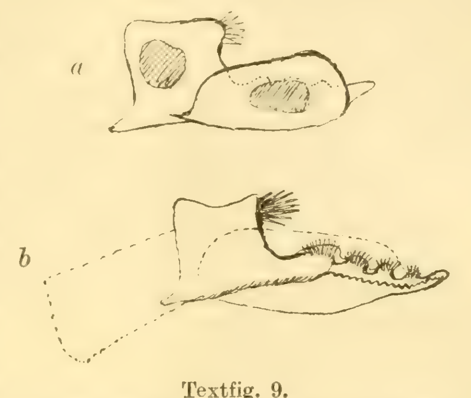
innen über die allgemeine Abschrägung erhebt und von dem gegen den Rücken deutlich ein niederer allmählich auslaufender Wuslt über die Innenwand am medialen Rande hinzieht. Dieser Hügel und Wulst entsprechen einem besonderen Teil der Rami, die wir Bullae nennen, gegenüber dem Rest, den Scapae.

Wie die Bulla ventral von dem Unterwinkel der Scapa überlagert wird, so ist dorsal das Verhältnis das umgekehrte, und wir übersehen so die Bulla in ihrer ganzen Ausdehnung. Allerdings entspricht der Kante auf der Unterseite kein deutlich sichtbarer Abschnitt auf der Vorderfläche, da hier sich der dorsale Sporn der Bulla nicht von der Scapa äußerlich abgrenzt. Textfig. 8 zeigt uns aber deutlich diesen Teil, er steckt unter dem ersten Sulcus und dem ersten Zähnchen dieser Fläche. Dem Colliculus der Unterseite entspricht oben der Berg, an dem wir drei Abhänge und Kanten unterscheiden können. Der mediale und dorsale Abhang sind völlig schroff, so daß die Dorsomedialkante senkrecht zum Gipfel aufsteigt. Auch die ventrale Kante steigt ziemlich steil auf, während der Seitenabhang und die Seitenkante im allgemeinen sanfter geneigt sind. So entsteht medial ein Kamm, an dem das Dorsalende das ventrale kaum überragt. Das hängt auch damit zusammen, daß die Seitenfläche besonders ventral leicht concav ist, also zuerst sanft, unter dem Kamm aber recht steil ansteigt. In der Concavität öffnet sich die Höhle der Bulla. Der Kamm zeigt sich als eine schmale, nur dorsal etwas breitere Fläche.

An dem schroffen Dorsalhang steht im oberen medialen Teil eine eigentümliche Bürste, aus feinen Dornen bestehend, die Fig. 30, Taf. XXVI bei stärkster Vergrößerung von einem Macerationspräparat darstellt. An Schnitten tritt dieselbe nicht so hervor, da sie hier stets von einer mit Haematoxylin sich lebhaft färbenden Masse (Textfig. 8) großenteils bedeckt erscheint. Die Stacheln derselben färbten sich mit Fuchsin und Haematoxylin nicht, so daß ihre Stellen am macerierten Präparat nach Fuchsinfärbung hell, fast wie Löcher erscheinen, doch findet sich noch sehr wenig von einer mit Fuchsin blaß färbbaren Zwischensubstanz, die wohl dieselbe ist, welche sich mit Haematoxylin so stark färbt. Die Stacheln wenden sich dorsal und die inneren auch etwas medianwärts.

Die Scapa zeigt (Textfig. 9) einen fast gerade dorsoventral verlaufenden Innenrand, der im dorsalen Ende, von der Spitze des Calcar ab, leicht gezähnt ist und über dem sich vier zahnartige Hügel erheben, deren jeder eine Bürste von gleichem Bau und annähernd gleicher Stachelrichtung trägt, wie wir sie am Monticulus gesehen hatten, nur

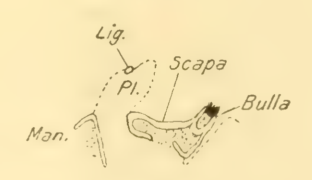
scheint die Richtung der Spitzen ein wenig mehr nach innen zu gehen als dort. Zwischen den Zähnen finden sich Täler. Nach außen gehen die Zähne, besonders die größeren ventralen in Kanten über, mithin die Täler in Sulci. Daß der Innenteil des ersten Zahnes und zugehörigen Tales von der Bulla gebildet wird, wurde bereits erwähnt; es gehen also Kante und Sulcus von außen nach innen kontinuierlich von der Scapa auf die Bulla über. Die Bürste (Textfig. 10) steht auf beiden Skeletstücken die des Calcar mehr nach innen, die der Scapa dorsal gewendet.



Textfig. 9.

a, Außenansicht der Scapa; *b*, Innenansicht derselben. Links = ventral.

Die Kanten fallen einwärts ein wenig ab, laufen aber dann in der aufsteigenden Alula, dem lateralen Teil der Scapa, aus. Abgesehen von den Juga und Sulci der Zähne hat also letztere eine concave Vorderfläche. Den Übergang desselben über die Außenkante in die Hinterfläche besprachen wir bereits. Der Ventralrand ist ebenfalls erhöht und bildet den Anfang des Aufstiegs zum Monticulus.



Textfig. 10.

Durchschnitt des Mastaxskelettes aus einem Frontalschnitt, linke Seite. Durchbrochene Linie = nicht verstärkte Cuticula. *Lig*, Ligamentum incudiuncicum; *Man*, Manubrium; *Pl*, Plica.

Nach dem Gesagten sind die Ansichten dieses Skeletteiles von innen und außen (Textfig. 9) leicht verständlich, ebenso die ventrale. Besonders in den Seitenansichten tritt deutlich eine Abknickung zwischen Fulcrum und Rami hervor (Textfig. 9 *b*). Der Inkus bildet hier also einen nach hinten und dorsal offenen stumpfen Winkel entsteht.

Als Zellen dürfen wir wohl dem Incus im ganzen vier zurechnen. Am einfachsten liegen natürlich die Verhältnisse bei den in der Höhle der Bulla und der Scapa steckenden Zellen. Auf jedes dieser Elemente kommt eine, die genau denselben Bau hat, wie er bereits beim Manubrium beschrieben wurde. Ich glaube nicht, daß außerdem noch Zellen am Aufbau der Rami beteiligt sind.

Schwieriger liegt die Frage bezüglich des Fulcrum: doch glaube

ich, daß hier nur die vier Zellen in Frage kommen, die die Seiten desselben zu je zwei bedecken und deren Kerne Fig. 31 und 32 deutlich zeigen. Das eine hintere Paar dürfte mehr der Funda, das andre der Lamina angehören.

Der letzte Chitinteil ist jederseits der Subuncus (Fig. 27, Taf. XXII, Fig. 26, Taf. XXVI), der ventral dick, eine starke Ausdehnung von vorn nach hinten besitzt und hier einen kleinen Hohlraum einschließt. Gegen den Rücken läuft er spitz zu und ist kompakt, seine Unterkante zeigt Ausbuchtungen, die auf die Kanten der Rami passen; sein verdicktes Ventralende trägt am hinteren Teil eine nach innen sehende Bürste von der bekannten Art. Die von de Beauchamp, 1909, S. 181, angegebenen kleinen Bürstchen weiter dorsal habe ich an dem isolierten Stück nicht sicher nachweisen können. Abgebildet finde ich bei ihm auch nur die am verdickten Vorderrande.

Dem Stückchen scheint nur ein einziges Kernchen zuzugehören, das im Innern liegt.

Wenn wir noch kurz die gegenseitige Lage der Skeletteile betrachten, so ist davon auszugehen, daß sie nach dem Bewegungszustand natürlich sehr verschieden ist. Im allgemeinen finde ich aber bei den fixierten Tieren stets annähernd die gleiche Haltung, wenigstens wenn die Krone ganz oder fast ganz ausgebreitet ist.

Fig. 26 zeigt die gegenseitige Stellung von Incus und Manubrien. Am Incus liegt die Platte des Fulcrum so, daß die hintere Kante ventrodorsal ein wenig nach vorn verläuft, mithin der Innenrand der Rami genau dorsoventral steht. Neben dem symmetrisch in der Mittellinie gelegenen Incus liegen die Manubrien rechts und links so, daß der Processus ventralis gerade ventral, der dorsalis dorsomedian gerichtet ist. Die gewölbte Vorderfläche ist in die Dorsoventralrichtung eingestellt, so daß der Processus anterior und Processus posterior nach hinten zurückweicht. Die Innenfläche ist ein wenig geneigt, so daß man sie von vorn ganz in der Verkürzung sieht. Die Cauda ist entsprechend dieser Stellung nicht genau nach hinten, sondern gleichzeitig ein wenig nach innen und ventral gerichtet.

Die Spitzen der Caudae stehen ganz hinten an der hinteren Oberfläche des Pharynx, die sie zu beiden Seiten des Oesophagus erreichen (Fig. 8, 31, 32). Die Spitze des Processus anterior und die des posterior liegen ungefähr auf gleicher Höhe mit dem weitesten Umfang der Rami, das Caput etwas vor der vordersten Kante der Alula. Die Enden der

Processus posteriores finden sich etwas dorsal von denen der Scapae, die der anteriores ungefähr in einer Linie mit dem Dorsalabfall der Monticuli.

Die Subunci liegen dem Scapae auf, mit ihren Einschnitten, auf deren Juga, und der Knauf liegt im ventralen Sulcus (Fig. 26).

Die Unci liegen mit ihren Basalteilen annähernd in transversaler Ebene. Die Spitzen, besonders der ersten Zähne, sind stark nach hinten gebogen und greifen zwischeneinander durch. Das vierte bis sechste Stäbchen stehen transversal, der erste stärkste Zahn hat also schräg ventrale Richtung (vgl. Textfig. 5). Die Dorsalränder der Platte verlaufen von innen unten nach außen oben, immerhin noch überwiegend transversal. Die Basis hat ungefähr die Richtung der Manubriumvorderfläche, ihre ventrale Hälfte liegt im Sulcus articularis des Caput manubrii, die dorsale ragt frei über den First des Processus posterior vor. Die hinterste Zahnspitze steht ungefähr genau vor der am meisten dorsalen Bürste des Ramus, die vorderste vor der am meisten ventral gelegenen. Die Bürsten scheinen somit als Widerlager der Zähne, wie ja auch Gosse den ganzen die Bürste tragenden Apparat als Incus, Ambos, bezeichnet hat.

Da die Zähne zwischeneinander greifen, stehen sich auch die Bürsten der Rami nicht genau gegenüber.

Die Bänder (Fig. 26, 27), mögen sich hier anschließen.

Bemerkenswert ist und fällt bald auf, daß die einzelnen Skeletteile sich bei der Maceration nicht voneinander lösen. Wenn man den mit Kali'auge ganz sauber gereinigten Kauapparat unter dem Deckglase hin und her wälzt, beklopft und soviel als möglich malträtiert, so gelingt es doch nur nach und nach ein Teilchen zu isolieren, und zwar sind dies in der Regel die Manubria, während die Unci mittels der Subunci den Rami fest anhängen. Hieraus ergibt sich schon, daß Bänder oder doch Verbindungen aus einer gegen Kalilauge sehr widerstandsfähigen Substanz vorhanden sein müssen. Aber sicher finden sich auch noch bandartige Bildungen andrer Art, die sich färberisch deutlich nachweisen lassen. Dann finden wir mit dem Goldpräparat wieder andres als mit Haematoxylin.

Betrachten wir zunächst diejenigen Verbindungen, die uns die Kalilauge darzustellen gestattet, die also gewisse Ähnlichkeit mit dem Skelet haben.

Bei kurzer Maceration mit konzentrierter Kalilauge in Zimmertemperatur (ca. 20° C. 2—3 Stunden) behalten die Skeletteile noch

einen ziemlich festen Zusammenhang. Geht man aber mit zweistündigem Erwärmen und leichtem Eindämpfen in Thermostaten bei 60° vor, wonach bei Berührung mit Wasser die übrigen Teile des Körpers rasch zergehen, und versucht nun, die in Wasser befindlichen Kauapparate durch Beklopfen und Verschieben des Deckglases zu zerlegen, so wimmelt im Augenblick das ganze Präparat von isolierten Manubrien. Diese Tatsache spricht zum mindesten sehr dafür, daß zwischen Uncus und Manubrien eine Verbindung den Skeletteilen gleichen Substanz nicht besteht. Immerhin ist zu bemerken, daß wenn hier feinste derartige Bändchen lägen, die Insulte auf sie besonders energisch wirken müßten, da die Bändchen sehr kurz wären und an kurzem Hebelarm angreifen, während Uncus und Cauda der Gewalt lange Hebelarme bieten und dazu die Ränder des Sulcus articularis und besonders der ganze Incus ein gutes Hypomochlion abgeben.

Als zweite Ablösung erreicht man gewöhnlich die eines Ramus von Fulcrum. Sind die Präparate stark gedrückt, so liegt das Fulcrum meist schon auf der Seite, hängt aber noch fest mit den Rami zusammen. Drängt man die Rami bis 180° auseinander und wälzt dann das Ganze über die Extremitas ventralis fulcri, so lösen sich meist einige der Streifen der Funda von dem Rami und stehen frei in den Winkel. Ist ein Ramus gelöst, so erfordert es oft viel Mühe, den andern frei zu machen, und häufig ist dies die letzte Trennung, die überhaupt gelingt. Ist nun nur noch ein Ramus mit dem Fulcrum verbunden, so kann man oft sehen, wie alle Blättchen der Funda frei hinausstarren, vom Ramus gelöst, bis auf ein ganz schmales, das zweite von ventral, das, sich verbreiternd, an der Spitze des Ramus festsitzt; erst ziemliche Gewalt zerreißt dies Bändchen. Seine Färbbarkeit in Fuchsin ist sehr gering, wie die der Funda überhaupt, doch dürfte es bei seiner Widerstandsfähigkeit als eine direkte Verbindung aus Skeletsubstanz zwischen Fulcrum und Ramus gelten.

Sehr kräftig ist nun die Verbindung zwischen Uncus und Incus. Wir haben da einmal direkte zwischen 1. Fulcrum und Ramus einer- und Uncus anderseits, 2. zwischen Ramusspitze und Uncus und 3. eine indirekte resultierend aus der Verbindung der Clavula einmal mit dem Uncus und dann mit dem Ramus.

Das erste Ligament (Lig. incudiuncicum) entspringt als ein kurzer gegabelter Strang aus dem obersten Teil der Funda, legt sich über den Ventralwinkel des Culmen montis (Schnittfig. 29, 32 *b*), hier wohl mit Kittsubstanz befestigt und zieht nun gerade auf den Ventralrand des Uncus zu, den er etwa an der Grenze des äußersten und nächsten

Viertels erreicht, von hier aus zieht es dann eine Strecke weit über den Uncus hinweg (Fig. 27, Textfig. 11). Von seiner ersten Strecke ist es etwas ventral der Mitte durch ein sehr dickes Retinaculum an dem Monticulus und zwar dem hinteren Teil seiner lateralen Kante befestigt. Dieses Band wird natürlich bei weiterer Zerlegung des Apparates zerstört, doch ist es ziemlich stark. Es färbt sich sehr schön mit Fuchsin, nach DELAFIELD, wenigstens der Hauptzug wie die Skeletgrundsubstanz dürfte wohl also aus derselben Substanz bestehen.

Das Lig. ramouncicum entspringt von der Mitte der Dorsalkante des Uncus und zieht in die Inzisur an der Spitze des Ramus, wo es sich festsetzt; an beiden Ansätzen ist es breiter und nur wenig mit Fuchsinfärbbar, die Mittelstrecke zeigt die lebhafte Färbung der Grundsubstanz, so daß man fast den Eindruck gewinnt, als ob ein Stäbchen derselben mit je einem dreieckigen Band am Uncus und Incus befestigt sei (Fig. 27).



Textfig. 11.
Der Uncus, Lig. incudiuncicum und Culmen montis. Links = innen; rechts = unten.

Die Clavula ist fester am Uncus als am Ramus befestigt. Sobald der Uncus nach Zerreißung des Lig. incudiuncicum freier beweglich geworden ist, folgt sie seinen Bewegungen, als ob sie ein Teil von ihm sei, besonders ist es der Knauf, der am ersten Zahn des Uncus gut befestigt zu sein scheint. Das dünne Hinterende dagegen bleibt am Ramus hängen und beherrscht so mit dem Lig. ramouncicum den Bewegungsspielraum des letzeren. Die Befestigung kommt dadurch zustande, daß das Hinterende der Clavula sich in ein Band auszieht, das sich in der Incisura rami um dessen Außenrand biegt und in seiner Unterseite inseriert.

Nur in wenigen Fällen gelang es mir, die Clavula vom Uncus zu trennen, nämlich wenn sie zufällig am Incus hängen blieb. Haben sich Uncus und Clavula erst gemeinsam vom übrigen Komplex abgelöst, so bieten sie der Gewalt bei Klopfen und Schieben am Deckglas so wenig Angriffspunkte, daß ich mit Isolation keinen Erfolg mehr hatte. Wenn wir zwischen Uncus und Clavula Bandverbindungen haben, so können dieselben auch nur sehr kurz sein, denn der Knauf der Clavula legt sich unmittelbar an die Ventralseite des langen unter-

sten Incuszahnes. Deutliche Bänder habe ich hier nicht nachweisen können.

Bemerken wir nun noch, daß ein kurzer, bandartiger Stummel sich an die dorsale Spitze der Scapae ansetzt, so ist alles aufgezählt, was wir an Bändern dieser Art finden.

Ganz anders verhalten sich nun Fasern, die sich im Chlorgoldpräparat färben. Diese Tinktion ist so intensiv, daß sie fast schwarz erscheint, also genau so wie die der Neurofibrillen nach APATHY. Mit Haematoxylin werden die betreffenden Fasern auch mit verschiedenen Gemischen gefärbt, aber nicht so intensiv und rein, nur das Bild nach MALLORYS Phosphorwolframhaematoxylin kommt den Goldbildern sehr nahe. Wenn nur die Goldpräparate auch eine große Menge solcher Fasern zeigen, so sind es im Pharynx doch nur zwei solche Strukturen, die durch ihre Stärke besonders auffallen und durch ihre Beziehungen zum Skelet wohl nur als bandartige Bildungen aufgefaßt werden können.

Die stärkere derselben, Ligamentum intercaudale (L_2, Fig. 8*k*, 31), liegt im hinteren dorsalen Teil des Mastax, da wo der Oesophagus in diesen eindringt und spannt sich hier zwischen den beiden Caudae aus, an denen die Insertion in Fig. 8 deutlich zu sehen ist. Dorsoventral beträgt die Dicke $^1/_2$ μ, die Breite ist 1 μ, die Länge läßt sich dagegen genau nicht bestimmen, da die Faser in der Regel wellig verläuft. Doch ist klar, daß sie sich bei Abduktion der Caudae spannen muß und dieser eine bestimmte Grenze setzen wird. Die Faser zeigt lateral einen dünneren mittleren Teil und zwei starke Randfibrillen, mehr in der Mitte löst sie sich in mehrere Fibrillen auf, die sich nach der gegenüberliegenden Seite hin wieder ebenso vereinigen. Die Faser erscheint als Bildung der obersten vierkernigen Oesophaguszelle (Fig. 8 *k*, 31).

Eine ähnliche Faser, Lig. fulcromanubrium, jedoch nur aus je einer starken Fibrille bestehend, entspringt am Processus anterior manubrii und zieht medial und bauchwärts, auch etwas nach vorn und setzt sich in der Gegend der Ventralecke des Culmen montis an. Die Hauptfaser inseriert am Lig. incudi uncicum, andre ziehen zum Culmen montis oder gehen in die der andern Seite über. Bildnerin der Faser scheint eine ihr anliegende Epithelzelle zu sein.

b. Die Muskulatur des Pharynx.

Der Muskulatur des Mastax bieten sich zweierlei Ursprünge dar. Der nächstliegende ist natürlich der an den Bestandteilen des Skelets, außerdem kommt auch noch Befestigung an der Mastaxoberfläche vor.

Nichtsdestoweniger ist es mir durchaus zweifelhaft geblieben, ob eine Membran besonderer Art die Oberfläche des Pharynx überzieht. Denn wenn sich mit Haematoxylin auch eine solche Oberflächenschicht darstellen läßt, so präsentiert sie sich doch in keiner Weise anders als es sonst die Zellgrenzen und Oberflächen tun, so daß wir diese dunkle Außenschicht hier vielleicht nur als Sarcolemm ansprechen dürfen. Wir würden dann dabei allerdings zu der Anschauung kommen, daß Muskelfasern vom Sarcolemm einer andern Faser entspringen können[1].

Da uns die Innervation der Pharynxmuskeln nicht genau genug bekannt ist, um als Einteilungsprinzip zu dienen, gruppieren wir die Muskeln nach ihrer Befestigung und besprechen:

1. Muskeln des Incus,
2. Muskeln des Malleus,
3. Muskeln ohne Skeletinsertion.

Endlich kämen noch die Verbindungen des Pharynx mit dem übrigen Körper in Frage.

Bemerkt mag hier noch werden, daß unter den früheren Autoren besonders GOSSE eine ganze Anzahl solcher Muskeln kannte, und sie finden sich auch in seinen Figuren dargestellt. Immerhin hat er nur einige allerdings der wichtigsten Muskeln gesehen und zwar die einen bei dieser, die andern bei jener Form. Eine eingehende Darstellung der Mastaxmuskulatur eines Rädertieres fehlt, soweit mir bekannt, noch völlig. Im einzelnen werde ich nicht immer auf GOSSE rekurrieren, da das die Darstellung sehr aufhalten würde.

DE BEAUCHAMP (1909) schreibt über die Pharynxmuskulatur: »Toute la masse du mastax est formée d'un protoplasma finement granuleux, avec quelques noyaux épars, assez peu colorables, où sont plongés les fibres musculaires qui, n'ayant pas de noyaux propres, n'en sont évidemment que des différentiations locales: à la péripherie leur disposition en écorce contractile est bien visible et à défaut de l'histogenèse que je n'ai pu suivre, l'anatomie comparée montre assez que le tout dérive de l'épithélium de l'invagination stomodéale qui a sécrété la cuticule, dont les pièces dures ne sont qu'une différenciation et qui n'a aucune matrix spéciale. Les fibres sont éparses dans toute cette masse et ne peuvent guère être groupées en muscles individualisés: on peut dire, que tout se réduit à un système de fibres qui, partant de l'angle de jonction de l'uncus et du ramus divergent vers la périphérie, et dont

[1] Wie schwer es ist, sich über das Bestehen einer äußeren Membran bestimmte Rechenschaft zu geben, wird der Leser aus den Erörterungen beim Magen (S. 523) ersehen, auf die ich hier verweise.

les plus externes décrivant une série d'anses contournent la lumière pour aller s'attacher à l'articulation unco-manubriale et se continuer avec celles du côté opposé en une sangle musculaire dorsale. L'action de cet ensemble se comprend immédiatement; la partie ventrale du système écarte par sa contraction les trophi, elle est abductrice; la partie dorsale les rapproche, elle est adductrice.» Wir werden sehen, daß wir völlig abweichende Resultate gewannen[1].

Muskeln des Incus.

1. Muskeln vom Incus zu Weichteilen.

a) M. fulcro-mucosus brevis. Es ist dies ein Muskel, der am hinteren Rande der Lamina fulcri entspringt und in die zwischen den Unterflächen der beiden Rami sich erhebenden Hautfalte eintritt. Er entspringt stets auf der rechten Seite und hat einen großen Kern (Fig. 32 *C*). Die Faserung teilt sich alsbald in ein rechtes und linkes Bündel, die einen Spalt zwischen sich lassen, ebenso teilt sich die ganze Zelle. Die Insertion findet teilweise am Epithel der Falte ventral von dem auf ihrer Höhe gelegenen Sinnesorgan rechts und links statt, teilweise dorsal von demselben (31 *g*). Innervation?

b) M. fulcro-mucosus longus ist an dem Ursprung gewissermaßen das linksseitige Gegenstück zum vorigen und entsprechend findet sich sein Kern und Zellkörper auch annähernd denen dieses Muskels symmetrisch Da er jedoch weit schwächer ist als der vorige, ist auch sein Sarcoplasma weniger und der Kern kleiner. Dazu kommt, um das Bild der Symmetrie zu stören, dass er einheitlich bleibt und unter dem Sinnesorgan hindurch in die Schleimhaut der Falte dorsal desselben inseriert (Fig. 8 *k*). So kommt er also bald hinter dessen linke Abteilung. Innervation?

Bei beiden Muskeln umgibt das Sarcolemm die kontraktile Substanz mit einer weiten Hülle, während man von Sarcoplasma auf den meisten Strecken so gut wie nichts wahrnimmt (Fig. 32 *e*). Sie liegen so gewissermaßen in einem hohlen Schlauch von Ursprung bis zur Insertion. Nur da, wo der Kern liegt und das reichliche Sarcoplasma deutlich den Zusammenhang mit der Faser erkennen läßt, ist dieser hier erweiterte Schlauch völlig ausgefüllt und daraus seine Natur ersichtlich. Ob hier, um das freie Spiel der Kontraktionen zwischen den gedrängt rings umherstehenden Epithelzellen zu sichern, geradezu ein Saftraum zur Ausbildung gekommen ist oder, was wohl wahrscheinlicher ist,

[1] Ich kann daher auch DE BEAUCHAMPS Nomenklatur hier nicht beibehalten.

nur ein sehr saftreiches lockeres Protoplasma diesen Zweck erfüllt, das der Präparation schlecht standgehalten hat, kann ich nicht entscheiden.

Die Funktion beider Muskeln sehe ich darin, daß sie die Schleimhautfalte mit Sinnesorgan herabziehen, also den Pharynxraum erweitern.

c) M. fulcro-oesophageus Pm_3. Ein dünnes schlankes Muskelchen entspringt es ganz oberflächlich an der hinteren ventralen Ecke der Lamina und zieht dicht an der Hinterseite, zuerst etwas divergierend, bald mit dem der andern Seite genau parallel als Grenze des mittleren Pharynxlappens gegen die seitlichen bis zu den lateralen Kanten des Oesophagus. Kurz ehe es dieselbe erreicht, treten eine Anzahl Fibrillen einwärts aus dem Verband der Faser aus (Fig. 8 *l*), um schräg von vorn an der Vorderwand des Oesophagus zu inserieren. Der Hauptfaserzug biegt sich um den Oesophagus und geht auf dessen Rückseite in den der andern Seite über (Fig. 32 *e*, Taf. XXVII).

Das Muskelchen, dessen rundliches Fibrillenbündel stets von Sarcoplasma begleitet ist, scheint ein Teil eines Systemes zu sein, das wir beim Manubrium wieder treffen. (Dort werden wir auch Kern und Innervation besprechen.)

2. Muskeln mit Insertion am Incus selbst.

a) M. fulcroscapalis. Zu beiden Seiten des Fulcrum liegen ein Paar breite, kräftige Muskeln, die an dessen ventraler Abrundung entspringen, der eine in der vorderen, der andre in der hinteren Hälfte. Ersterer divergiert im ganzen dorsal gerichtet nach außen ziemlich stark und inseriert an dem Ventralwinkel der Scapa. Er wird fast ganz von dem lateral ihm aufliegenden Sarcoplasma bedeckt, das besonders ventral stark entwickelt ist und hier den Kern hat (8 *i*, 32 *a—c*, 31 *e—g*, Pm_4).

Innervation?

Der Muskel zieht die Ventralwinkel der Scapa nach der Extremitas inferior des Fulcrum und abduziert somit die beiden Rami. Sein Antagonist dürfte einmal die Federkraft der Funda, dann die Gesamtwirkung der meisten andern Muskel sein.

b) M. scapalis (Pm_5). Mit diesem Muskel lernen wir den ersten aus einer Gruppe eigenartiger Muskelgebilde kennen, die mir eine merkwürdige Aktionsweise zu haben scheinen.

Der Muskel liegt im Seitenlappen breit dessen medialer Fläche an und erreicht hinten die hintere Oberfläche des Mastax, auf der er innen sich ausdehnt (Fig. 8 *l*). Er quillt hier mit zwei eiförmigen Wölbungen vor, da er zwischen beiden von einem dünnen Muskelband eingeschnürt

wird (Fig. 31 *c*). Von hinten her verjüngt sich nun die Zelle sehr stark, besonders von der Ventralfläche zurückweichend, die jetzt von den bis an den Mittellappen heranreichenden Speicheldrüsen eingenommen wird. So gleicht der Muskel in seiner Form annähernd einem flachen etwas schiefen Bocksbeutel.

Die kontraktilen Fibrillen sind an der ganzen Oberfläche des Muskels entwickelt, nur die Hinterfläche frei lassend, und steigen parallel am breiten Halse des Bocksbeutels auf, wobei die kontraktile Rinde natürlich immer dicker wird, bis der ganze Hals voll Fibrillen ist, die sich auf der Unterseite der Alula scapae, außen von der Apertura sinus scapae in der ganzen Dorsoventralausdehnung inserieren.

Der Kern ist in der dorsalen Abteilung der Zelle enthalten (Fig. 8 *h—l*, 31 *d*, *e*, 32 *b—g*).

Innervation?

Die Wirkung stelle ich mir so vor. Wenn sich der Muskel kontrahiert, so wird sich die Höhe der Flasche verkürzen, ihr Umfang aber ausdehnen müssen. Da nun der verdickte Oberflächenteil nicht in die Tiefe gezogen werden kann, bleibt nichts andres übrig, als daß die Insertionsstelle nach der Oberfläche gezogen wird. Um so mehr wird der Flaschengrund ein Widerlager bilden, als der Halsteil zwischen andern Zellen eingekeilt sich nicht wesentlich verbreiten kann, das Plasma sich also im Bauch stauen und diesen erweitern wird. Natürlich muß die oberflächliche Zellmenbran so viel Widerstandsfähigkeit besitzen, daß sie nur mäßig ausgedehnt werden kann, weil nur so das Bilden einer beutelartigen Erweiterung außen an der Zelle verhindert würde. Dabei wird die Membran übrigens von dem querherüber gespannten Muskelchen unterstützt.

Der Erfolg der Kontraktion müßte, wie auch der Mechanismus sich gestalten mag, eine Zurückziehung der Alulae sein, wodurch ihre Bürsten mehr aus dem Lumen nach außen gewendet würden. Die Spitzen werden sich nach hinten biegen und etwas dem Bauche nähern, also dem Oesophagus größere Ausdehnungsmöglichkeit gewähren.

Der starke Muskel wurde schon von Gosse 1856 beobachtet, der ihn Absatz 52 erwähnt und für *Euchlanis deflexa* und *Notommata aurita* abbildet.

3. Muskeln zwischen Incus und Manubrium.

M. fulcro-manubricus ist der zweite breite Muskel und zwar der hintere, der an der Extremitas ventralis fulcri entspringt. Auch er

[1] Wenn wir eine außen den Pharynx überziehende Membran annehmen wollen, könnte diese natürlich auch dem Muskel als Ursprung dienen.

ist streng symmetrisch. Die beiden Muskelbänder divergieren zuerst, dann ziehen sie parallel, die Außenbegrenzung des Innenlappens bildend, dorsalwärts und inserieren am Processus posterior manubrii. Der Plasmaleib, der die Hauptmasse des Sarcoplasma und den großen Kern enthält, liegt ventral der Faser außen auf, in ganz ähnlicher Lage wie der des Fulcroscapalis und dicht bei diesem. Doch ist er mehr einwärts gestellt und etwas weniger stark entwickelt, wie auch die kontraktile Substanz schwächer ist (Pm_6, Fig. 8 *k*, 32 *a—l*, 31 *e—g*).

Innervation?

Die Hebelbewegung am Manubrium, die der Muskel bewirkt, wenn er den Processus posterior bauchwärts zieht, und die eine Auswärtsbewegung der Processus anteriores bewirkt und eine Drehung des Sulcus articularis und damit des Uncus in dem Sinne, daß sich die Zähne mehr nach vorn richten, wird sicher durch den Spannungszustand der übrigen Muskeln sehr modifiziert werden können. Auch scheint es nicht ausgeschlossen, daß er die Streckung des Malleus unterstützt.

4. Muskeln vom Incus zum Munde.

M. fulcro-oralis wird bei den Muskeln der Krone und des Mundes besprochen. Er entspringt ganz vorn an der Extremitas ventralis fulcri.

Muskeln des Malleus.

1. Muskeln des Uncus.

a) M. flexor mallei. Dieser starke Muskel, der im Winkel zwischen Manubrium und Uncus liegt, ist schon von Gosse (1856, S. 429 u. Fig. 12) beschrieben und benannt. Seine Fibrillen entspringen an der Innenseite des Manubrium bis auf die Cauda herab und bilden ein Bündel von ungefähr ovalem Durchschnitt, das sich der Unterfläche des Uncus inseriert, etwa dort, wo wir am Vorderrande der die Zähnchen tragenden Platte die Rauhigkeiten für den Muskelansatz beschrieben. Die Hauptmasse des Sarcoplasma mit dem Kern findet sich vom hinteren Teil des Muskels gewissermaßen als Anhang und erreicht die Oberfläche des Mastax, dort einen rundlichen Wulst bildend.

Innervation?

Funktion des Muskels ist die Beugung im Hammergelenk, und wird da das Manubrium in seiner Lage durch andre Muskeln bestimmt, eine Beugung des Uncus gegen das Manubrium sein, wobei die Zähne desselben erst nach einwärts, dann nach hinten schlagen (Pm_7, Fig. 8 *h—k*, 31 *c*, *d*, *e*, 32 *g*, *h*).

b) M. uncicus Pm_8 ist ein Muskel, der dicht der Ventralseite des vorigen anliegt. Sein Sarcoplasma liegt ebenfalls wie ein rundlicher

Beutel von der Pharynxoberfläche außen und ventral vom vorhergehenden, und von hier ab einwärts verjüngt sich die Zelle, so daß sie etwa die Gestalt einer schlanken langhalsigen Flasche haben würde. Sie steht schräg mit dem Hals nach rück- und einwärts gerichtet und endet unter dem ersten Zahn des Uncus, dabei sich etwas um die Incisura scapae biegend. Die kontraktile Substanz entwickelt sich etwas über der Basis an der Innenseite der Zelle, anfangs nur diese einnehmend (Fig. 8 *l*), später nimmt sie mehr und mehr den ganzen Durchschnitt ein. Die Fibrillen bilden dann im Querschnitt ein schräg gestelltes Oval (Pm_8, Fig. 8 *h*—*l*, 31 *d*—*e*, 32 *i*, *h*).

Innervation.

Funktion. Der Muskel dürfte die Wirkung des vorigen unterstützen, dessen ventralen Fibrillen er annähernd parallel läuft und neben dem er inseriert.

c) M. extensor mallei. In der Anschauung, daß ein solcher Muskel vorhanden sein müsse, bestärkte mich auch GOSSEs Angabe, der bei *Euchlanis deflexa* den Muskel deutlich gefunden haben will (l. c. S. 429 u. Fig. 12). Die Morphologie desselben scheint sich nun folgendermaßen zu gestalten.

Der Muskel entspringt an der Hinterfläche der Cauda manubrii und legt sich von da als breite platte Fibrillenmasse über die Hinterseite des Pharynx nur noch von einzelnen Querzügen überlagert. Am Vorderende des Pharynx inseriert sich der mittlere Teil des Muskels in der großen, klappenartigen Epithelzelle E_{39} des Pharynxeinganges. Auf der Strecke kurz vor dieser Insertion biegt er sich also relativ dicht über den Hammer. Der äußerste und innerste Teil des Muskels steigen aber unter Buccal- und Gaumenepithel weiter auf, um sich erst zu inserieren, wo sich die Krone zur Mundbucht einstülpt, wir werden ihren Verlauf dann bei den Muskeln der Krone noch genauer kennen lernen. Das Sarcoplasma findet sich besonders auf der dem Pharynx anliegenden Strecke stärker entwickelt, wo die umgebende Muskulatur es zuläßt, so unten dicht am Ursprung, wo auch der Kern liegt (doch ist der letztere weit einwärts gerückt in die Nähe des Oesophagus, also relativ weit vom Muskel entfernt) und wieder zwischen dem vorderen und hinteren Quermuskel. Es liegt also auf der Außenseite des Fibrillenbandes.

Schwierig ist es, eine direkte Verbindung des Muskels mit dem Uncus zu erkennen. Von diesem bleibt er natürlich stets durch Epithel getrennt, doch scheint mir die große Epithelzelle E_{39} mit dem hinteren der Teile der Uncusbasis verwachsen, wenn es natürlich auch sehr schwer ist nachzuweisen, daß beide Gebilde nicht nur eng aneinander gelagert sind. Dies ist auch die Stelle, wo die Muskelinsertion beginnt, und zahl-

reiche Fibrillen durchsetzen hier annähernd senkrecht die Epithelzelle. Daß diese nicht ganz und gar mit dem Muskel verwachsen ist, zeigen Schnitte, in denen zwischen beiden ein deutlicher Spalt klafft, der nicht artefiziell sein kann, da bei Tuschefütterung feinste Kohlepartikelchen hierher geraten, wie auf dem gefärbten und geschnittenen Präparat dann deutlich nachweisbar. Etwa über dem dorsalen basalen Teil des Uncus und dicht am Gelenk fand ich jedoch keine Tuschkörnchen. Färbt man ferner mit Resorcin-Fuchsin, so färben sich nur die Cuticularbildungen. Dabei zeigen die großen Epithelzellen des Pharynxeinganges auf der dem Mastax zugekehrten Seite eine sehr dicke intensiv gefärbte Cuticula. Auch diese hört plötzlich über dem Gelenk und auf der dorsalen und basalen Partie des Uncus auf. Im ganzen habe ich also geglaubt, mich überzeugen zu können, daß nahe am Gelenk schon an diesem selber und an dem dorsobasalen Teil des Uncus Fibrillen von dem genannten Muskel die Insertion am Skelet gewinnen. Besonders über dem Gelenk ist übrigens die Bedeckung mit Weichteilen sehr gering. Keinem Zweifel unterliegt es aber, daß ein großer Teil der Fibrillen noch weiter über die Epithelzelle verläuft und erst beträchtlich einwärts sich an ihr inseriert.

Innervation: Plexus pharyngeus dorsalis.

Funktion. Ist auch nur eine Befestigung in geringem Maße zwischen der großen Epithelzelle und dem Uncus vorhanden, so wird der Muskel durch Zug an den Skeletteilen und Druck zugleich eine Streckung des Hammers im Gelenk bewirken. Da er steil und annähernd parallel der Cauda aufsteigt (Fig. 32 *h*), wird er dieselbe nur wenig nach außen ziehen, etwas stärker nach hinten, c. f. (Fig. 31 *b—d.*) Wohl aber wird er durch seine an der Mundbucht nach vorn laufenden Zipfel den ganzen Malleus hervorziehen. Gleichzeitig öffnet er durch die Epithelinsertion den Pharynxeingang. Da der Streckung des Hammers nie ein erheblicher Widerstand begegnen dürfte, ist es verständlich, daß die Streckmuskulatur relativ so gering entwickelt ist. (*P m9*, Fig. 32 *h—k*, 31 *b—d*, 8 *g—l*). Sollte eine Verbindung zwischen E_{39} und dem Uncus nicht vorhanden sein, so müßte die Streckung automatisch durch den Gelenkbau bewirkt werden.

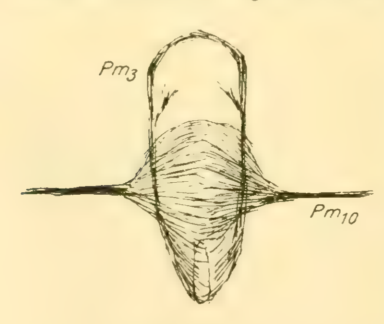
Innervation?

2. Muskeln des Processus anterior.

a. M. transversus fulcri. Wenn dieser Muskel auch nicht unmittelbar dem Fulcrum aufliegt mit seinen Fibrillen, so sind es doch nur wenig Weichteile, am Fulcrum entspringende Muskeln, die

Bildungszellen und das Sarkoplasma des Transversus selbst, die ihn von dem Skeletteil trennen. Die ventralen Fasern, im unmittelbaren Anschluß an die Ursprungsfasern des fulcro manubricus ziehen in spitzem Bogen über die Hinterfläche des Mittellappens, weiter dorsal treten sie in queren Verlauf ein, um dann endlich nach dem Rücken hin gewölbte Bögen zu bilden. Die Fasern von beiden Seiten gehen übrigens nicht in einander über, sondern enden zwischen einander (Fig. 8 *l,m*). Die stärker gekrümmten Fibrillen schließen sich den transversalverlaufenden an und bilden mit ihnen ein schmales Bündel, das senkrecht den Fulcromanubricus kreuzt, dann über die Basis des M. scapalis quer hinwegzieht und sich um diese herumschlagend an der Außenseite genannten Muskels gerade nach vorn verläuft, um an der Spitze des Processus anterior manubrii zu inserieren. So schnürt der Muskel den Scapalis ein und bedingt dessen eigenartige Gestalt.

Das Sarcoplasma liegt einwärts von den Fibrillen. Es ist stark entwickelt, und bildet unter den mittleren Fibrillen ein recht dickes Polster. Dorsal begleitet es, sich verjüngend, den M. fulcro-oesophagus, und ich habe den Eindruck gehabt, daß es diesem in gleicher Weise zugehört wie dem Transversus. Das gilt dann auch natürlich für den großen Kern, der in der stärksten Sarcoplasmaanhäufung liegt. Demnach besteht der Fulcrooesophagus nur aus den am meisten ventral gelegenen Ursprungsfasern des Transversus, die zum Teil am Fulcrum Befestigung gewinnen und eine zu der der übrigen Fasern senkrechte Richtung einschlagen. Ausgebreitet würde sich dieser eigenartige Muskel wie bei stehende Textfigur ausnehmen (Fig. 8 *i—m*, 31 *c—g*, 32 *c*, *e*, Textfig. 12).



Textfig. 12.
Schematische Skizze des Fibrillenverlaufes in den Mm. transversus fulcri u. Fulcrooesophageus, wobei die aufsteigenden Bündel des ersteren in dieselbe Ebene mit den letzteren gebreitet gedacht sind.

Innervation?

Die Funktion des Muskels ist mir nicht ganz verständlich. Das Caput transversum allein zieht den Processus anterior manubrii nach hinten, die Wirkung auf die übrigen Teile des Manubriums wird von der Fixation desselben durch andre Muskeln abhängen. Denken wir uns die Caudaspitze oder einen Punkt der Cauda als Drehpunkt fixiert, so würde der Processus posterior nach vorn und ventral sich bewegen, er würde also gleichsinnig mit dem Fulcromanubricus wirken. Das

Caput oesophageum wird den gesamten Oesophagus nach vorn ziehen, zugleich aber durch den dorsal umfassenden Zug dessen Lumen verengen. Ich kann mir nun noch kein Bild davon machen, was die Gleichzeitigkeit dieser beiden Aktionen, die doch vermutlich die Folge der cellulären Einheit beider Muskeln ist, für einen Sinn hat.

b) M. lateralis manubrii, internus et externus. An der Außenseite des Manubrium finden wir zwei Muskelzellen nebeneinander liegen, von annähernd viereckigem Querschnitt, deren Fibrillenentwicklung die Innenseite fast ganz frei läßt. Der eine liegt innen und etwas caudal, der andre außen. Die Verlaufsrichtung ist von dorsal hinten nach ventral vorn, doch überwiegt die dorsoventrale Richtung, beim äußeren Muskel übrigens noch mehr als beim inneren. Die Fibrillen nehmen ihren Ursprung von der Pharynxoberfläche und ziehen größtenteils zum Processus anterior, an den sie also von außen hinten und oben herantreten. Nur wenige ganz kurze Fibrillen des inneren Muskels inserieren sich an der Cauda (Fig. 8 *k*). Das von den Fibrillen so auf drei Seiten umschlossene Sarcoplasma enthält je einen großen Kern (Pm_{11} und $_{12}$, Fig. 8 *i*, *k*, 31 *a*—*c*, 32 *e*, *g*, *h*).

Innervation?

Die Funktion ist wohl wäre Bewegung des Processus anterior nach außen, hinten und rückwärts. Der tatsächliche Erfolg wird auch hier sich erst durch die Mitwirkung andrer Muskeln ergeben, besonders des M. transversus pharyngis posterior.

(Den einzigen Muskel am Processus posterior, den Fulcromanubricus, besprachen wir bereits.)

3. Muskeln der Cauda.

Von den zahlreichen Muskeln, die sich an der Cauda befestigen und dieselbe so recht eigentlich zum Handgriff des Handgriffes stempeln, haben wir schon zwei kennen gelernt, den Flexor mallei auf der Innenseite und den Extensor mallei auf der hinteren. Die fünf übrigen Muskeln können wir als Adductoren und Abductoren trennen. Letztere gewinnen die Möglichkeit, diese Funktion auszuüben, also von außen her zu inserieren, dadurch, daß sie den ganzen Mastax als Trochlea benutzen.

a) M. adductor caudae dorsalis ist ein merkwürdiges kleines Muskelchen, das vor der Schlinge des Fulcrooesophagus den Pharynx umgreift, dabei aber in der Mitte mit seinen Fasern zum Teil in die Längsrichtung übergeht, so einen mitten auf der Rückseite des Pharynx gelegenen Längsmuskel bildend (Pm_{13}, Fig. 32 *lm*, im Querschnitt Fig. 8 *i*); vorn weichen dann beide Bündel wieder auseinander, um sich divergierend

an den Epithelzellen der Mundbucht zu inserieren. Der Muskel zeigt nahe den Caudae mehr flachen Querschnitt; das gesamte Fibrillenbündel der Medianstrecke erscheint im Querschnitt dreieckig, breit dem Pharynx aufliegend. Das Sarcoplasma nimmt die freien Seiten ein, bleibt also von beiden Seiten völlig getrennt. Merkwürdig ist, daß zwei Sarcoplasmaanhäufungen mit Kern jeder Faser aufliegen, eine dicht an der Mediane, die andre nahe der Insertion. Beide Zellen gehören zweifellos der Faser zu (Pm_{13}, Fig. 8 *i—l*, 31 *e—g*).

Innervation: Plexus pharyngeus posterior.

Funktion. Der Muskel zieht die Spitzen der Caudae nach innen, nähert sie also einander und dreht damit den ganzen Malleus so, daß die Zähne vorn auseinander weichen. Zugleich zieht er die Caudae nach hinten.

b) M. adductor caudarum ventralis. Der Muskel liegt als breites dickes, wenig rinnenförmiges Fibrillenband quer auf der Hinterseite des Mastax, ventral vom Pharynx. Das Sarcoplasma liegt ihm außen auf und ist nahe der Insertion jederseits verdickt, es enthält hier die beiden Kerne (Pm_{14}, Fig. 8 *l—m*, Fig. 31 *e—g*, 32 *g*, *h*).

Innervation.

Funktion. Einwärtsbewegung der Caudae mit geringem Ventralzug, mit dem Adductor posterior zusammenwirkend dürfte er eine reine Adduktion der Caudae bewirken.

c) M. abductor caudarum dorsalis. Wenn wir die Rückseite des Pharynx betrachten, so sehen wir vor der Oesophagusmündung ein nicht sehr breites, aber kräftiges Muskelbündel quer über den Pharynx verlaufen. Unter Zunahme des Sarcoplasmas und allmählicher Verbreiterung zieht es quer über den Extensor mallei, bis es lateral vom Manubrium an der Pharynxoberfläche angekommen ist, dann biegt es sich abwärts, mit dem Ventralrand noch ein ganz wenig auf die ventrale Hemisphäre übergreifend, verbreitert sich seitlich hinten am Pharynx beträchtlich — hier finden wir auch jederseits den Kern —, endlich konvergieren die Fibrillen annähernd von der Seite her zur Cauda manubrii. Die kontraktile Substanz umgibt den ganzen Sarcoplasmaleib (»Muskelkästchen« frühere Autoren nach dem Querschnittsbild), ist aber auf der Außenseite stärker entwickelt (Pm_{15}, Fig. 8 *h—l*, 31 *a—g*, 32 *g—l*).

Innervation?

Funktion wohl rein Abduktion der Cauda.

d) M. abductor caudae medius. Der Muskel liegt annähernd zwiebelschalenförmig mit etwas unregelmäßiger Innenfläche auf den von

Manubrien und M. laterales manubrii gebildeten Innenteil des Pharynx, vorn schieben sich auch noch Epithelzellen zwischen ihn und das Skelet. Der Fibrillenverlauf ist im wesentlichen der Schalenform folgend gebogen und von vorn ventral nach hinten caudal gerichtet. Nahe der Insertion des vorigen Muskels an der Cauda konvergieren die Fibrillen sehr stark, die Hauptmasse des Sarcoplasmas liegt hinter den M. manubrii laterales, hier auch der Kern. Auf dieser Strecke wird naturgemäß das den Zellkörper umhüllende Fibrillenkleid am dünnsten. Der untere vordere Teil des Muskels ist sehr flach, auch wieder schmaler und endlich inserieren sich die Fasern an der Pharynxcuticula größtenteils wohl direkt oder indirekt am Lig. incudiuncicum, das hier die Stütze der Pharynxwand bildet (Pm_{16}, Fig. 8 *h—l*, 32 *e*, *g*, 31 *h—c*).

Innervation?

Funktion. Der Muskel abduziert die Cauda, doch dürfte er gleichzeitig das Ligament etwas nach hinten und außen ziehen.

e) M. abductor caudae ventralis.

Wohl der größte der Mastaxwurzeln, liegt er schalenförmig diesem ventrolateral auf, die Abrundung der ventralen Quadranten besorgend. Er hat ein helleres Plasma als die meisten übrigen Pharynxmuskeln und schließt zwei sehr große Kerne ein. Die Fibrillen erscheinen derber als bei den übrigen Muskeln, sind dafür aber weitläufiger gestellt. Ebenso wie bei den letztbeschriebenen bilden sie einen Mantel um das Sarcoplasma. Ihre Verlaufsrichtung schließt sich eng an den des Abductor medius an, als eine Fortsetzung von dessen Faserung bauchwärts sie erscheinen. Liegt doch auch die Insertionsstelle unmittelbar neben der des vorigen Muskels. Auf der Vorderfläche des Mastax gewinnen die Fasern einen mehr transversalen Verlauf und inserieren sich in Verlängerung der Insertion des vorigen an der Cuticula und dem hier gelegenen Bänderapparat. Der Muskel hüllt dabei, wenn auch nur mit einer ganz dünnen Decke, die Speicheldrüsen ventral und dorsal, sowie natürlich lateral völlig ein, so daß sie nur an der Unterfläche frei zutage liegen (Fig. 8). Zwei Bündel zweigen sich übrigens ab und steigen vom Pharynx aufwärts zur Mundbucht, um hier zu inserieren; wir werden sie dort S. 571 wiederfinden (Pm_{17}, Fig. 8 *h—m*, 31 *a—d*, 32 *a—g*.

Die Funktion dürfte der des vorigen ähnlich sein, nur würde, entsprechend der Insertion nahe am Ursprung des Bandes, die Wirkung auf dieses geringer sein. An der Cauda dürfte auch der Zug nach vorn hervortreten.

Innervation?

Bem. Für den großen Muskel scheint die Insertion am Manubrium sehr schwach.

4. Muskeln des Processus posterior.

M. fulcromanubricus wurde bereits S. 490 unten beschrieben.

Muskeln ohne Skeletverbindung.

a) M. transversus anterior. Auf dem hinteren Teil der Oesophagus-Rückwand liegt eine breite kräftige Fasermasse, die sich bald in zwei Teile sondert. Der eine zieht quer, der andre nach hinten gebogen. Ersterer ist unser Muskel. Er behält seine Richtung bei, bis sich seine Faserung in der Seitengegend, etwa wo der Ursprung des Abductor medius vom Lig. fulcrouncicum beginnt, bei keiner Schnittrichtung mehr sicher nachweisen läßt. Ich nehme also an, daß sie hier inserieren, doch wäre es auch möglich, daß sie sich noch mit den Fibrillen der Abduktoren mischen, einige steigen auch wohl noch an der Seite der Mundbucht in die Höhe bis zu den Zellen Ce_5 und $_6$, vgl. S. 572. Wo der Muskel unter dem M. extensor mallei durchtritt, verbreitert er sich plötzlich sehr stark nach hinten; doch bleibt das Sarcoplasma auch dieses flach ausgebreiteten Teiles überall von den Myofibrillen umhüllt. Immerhin ist diese Hülle hier sehr dünn und natürlich zwischen den andern Muskeln nicht leicht zu erkennen. An dieser Stelle liegt auch jederseits der Kern. Derselbe ist nicht sehr groß und etwas abgeflacht. Nebenbei sei noch bemerkt daß das Sarcoplasma dichter und homogener erscheint als bei den übrigen. Gegen die dorsale Mittellinie hin durchsetzen die Fibrillen fast die ganze Dicke des Muskels.

Innervation: Plexus pharyngeus.

Abgesehen von einer möglichen Wirkung auf das Ligament dürfte die Funktion sich auf eine Kompression der dorsalen Pharynxwand und Schluß des Oesophaguseinganges beschränken (Pm_{18}, Fig. 8 *h—k*, 32 *e—m*, 31 *a—g*).

b) M. transversus pharyngis posterior. Auch in diesem breiten Faserbündel nehmen die Fibrillen median die ganze Dicke der Faser in Anspruch, lateral aber ordnen sie sich zum Mantel. Der Muskel biegt jederseits etwas nach hinten, sein Sarcoplasma dehnt sich besonders in die Breite aus; hier liegt auch der Kern. Dann inseriert sich der Muskel auf der Oberfläche des M. manubrii lateralis internus (Pm_{19}, Fig. 8 *k*, *l*, Fig. 31 *a—g*, 32 *i—m*).

Innervation?

Auch dieses Muskels Funktion dürfte die Kompression des Oesophaguseinganges und der dorsalen Schlundkopfwand sein, durch seine Insertionsbeziehung zum M. manubrii lateralis dürften beide Muskeln als ein System wirken, dessen Endinsertion dann der Processus anterior manubrii wäre mit dem Effekt der Abduktion.

Wenn wir zum Schluß noch etwas über das Zusammenwirken der Muskeln sagen wollen, so ist zu bemerken, daß eine allgemeine Kontraktion der Muskeln den Pharynx zusammenpressen und somit die Zähne, Bürsten usw. zusammendrängen würde. Das beruht schon auf der Schalenform vieler Muskeln und den sphincterartigen Verlauf andrer. Wenn also der Incus nur Muskeln zur Öffnung besitzt, in Fulcroscapalis und scapalis, so ist als Gegenwirkung außer der Federkraft der Funda die Gesamtaktion der Muskulatur wohl in Rechnung zu setzen.

Die Aktion der Mallei wird sicher einmal durch die Flexoren bewirkt (M. flexor mallei und M. unicus), die schon bei ruhig stehendem Manubrium die Zähne nach innen und hinten schlagen gegen die Bürsten des Incus. Verstärkt kann diese Wirkung natürlich noch werden, wenn der ganze im rechten Winkel gebogene Hammer einwärts geschlagen wird. Die Abduktoren der Cauda sind es natürlich, die eine solche Bewegung ausführen können. Denn während sie schon durch die Abduktion der Cauda (das Gelenk etwa als Drehungsachse genommen) die Zahnspitzen rückwärts drücken werden, wird diese Wirkung noch verstärkt durch den Druck, den besonders der kontrahierte Abd. dorsalis auf die Vorderkante des Manubrium und das Gelenk nach innen und hinten ausübt. Dadurch wird dieses zugleich am Ausweichen nach außen gehindert und gezwungen, den Drehpunkt des Ganzen abzugeben. Eine Überabduktion verhindert das Ligamentum intercaudale. Die Richtung des Schlages kann offenbar durch die Muskeln am Processus anterior modifiziert werden, die in der Lage sind, die Gelenkachse mehr transversal zu stellen.

So wirken viele und sehr starke Muskeln zusammen, um den Schlag mit großer Gewalt ausführen zu können. In die Befestigung der ventralen Abduktoren am Ligamentum incudiuncicum bewirkt auch noch eine direkte Verstärkung des Uncusschlages mit Hilfe des Ligamentes und das Ganze, die zwischeneinander durchschlagenden Zähne, die auf die Bürsten fallen und an solchen vorbeigleiten, sowie die zusammengepreßten Bürsten selbst stellen einen grausigen Zerfleischungsapparat dar, dem so leicht kein weicheres Tier widerstehen dürfte.

Bei der Öffnung dürfte schon die Abduktion der Caudae genügen, um, wenn die Rami geöffnet werden, und so ihrerseits die Köpfe der Manubrien auseinandergedrängt werden und ein Widerlager für die Hebelbewegung abgeben, die Zähne zu heben, nach außen zu führen und aus der Beute hervorzuziehen, und dann wird eine stärkere Streckung des Malleus keinen Widerstand mehr finden und kann leicht durch den Extensor besorgt werden. Die oben geschilderten Bewegungsarten würden der gewöhnlichen Kieferarbeit entsprechen, die GOSSE Absatz 31 folgendermaßen beschreibt: "The most conspicuous is an alternate approach and recession of the two unci, by a perpendicular motion on the hinge-joint. The opposing faces come into successive contact, and bruise down the particles of food in the manner of mullers. But a moment's observation shows that there are other movements besides this. The manubria move also at the same time; there free extremities are made to approach each other, as the unci mutually receed and that with a peculiar twist, which greatly alters the apparent figur of these organs. The incus has also considerable motion. Sometimes the fulcrum is elevated and the rami depressed, so that the former is invisible, the rami open and shut with the working of the mallei, being fastened to them by the strong triangular muscles above mentioned."

(An Stelle dieses Muskels fanden wir die Clavula bei unsrer Form, die eigenartige Befestigung dieses Skeletstückes an Ramus und Uncus ermöglicht besonders den ventralen großen Zähnen eine weite Beweglichkeit.)

Über eine Extensionsbewegung der Mallei schreibt GOSSE Absatz 32 folgendes:

"I was watching a *Brachionus pala* in water, in which a number of that beautiful mulberrylike animalcule, *Syncrypta volvox,* were revolving. One or two of these had been devoured, and were very visible in the intestinal canal of the *Brachionus*, which appeared excited by the enjoyment to unusual effort. The mode in which it directed its ciliated flaps towards the spot where a *Syncrypta* was whirling, or suddenly streched forward to the extent of the long foot, as if it would seize the prey, seemed to indicate a perception of its presence; as did, still more the manner in which it depressed the lip-like lobe of the rotatory organ on one side, when the prey was in the vortex on that side and the eager haste with which it shrank down into the lorica, the instant the animalcula dropped at length into the buccal funnel. Now however arose a difficulty; the black, millstone-like unci opened and streched forward to grap the little victim; they touched the globula investing case but

could not embrace it. The *Brachionus* redoubled his effort; the jaws gaped vigorously but could only scrape the sides of the little globe which at every touch slipped away, the expanse of the unci being not quite sufficient to grasp it. At the length the animal appeared indignant; the jaws no more endavoured to grasp but with a very distinct und sudden upward jerk threw out the prey, etc."

Diese Bewegung werden wir auf den Extensor mallei zurückführen, und wenn Gosse von andern Formen angibt, daß die Kiefer weit aus dem Munde vorgestreckt werden können, so scheint bei *Hydatina* die Anordnung dieses Muskels für eine solche Bewegung durchaus zweckmäßig.

Aber es muß noch eine ganz andre Art der Aktion möglich sein[1]. Denn nicht nur zerstückelte Beute finden wir in dem Magen der Hydatinen, sondern auch relativ große Objekte, die ganz verschlungen sein müssen. So fand ich den Magen der ersten von mir untersuchten Hydatinen voller Diatomeen mit noch unzerbrochenen Schalen. Ich will zwar nicht behaupten, daß dies das normale oder auch nur ein besonders bekömmliches Futter für sie sei. Jedenfalls ist es ihnen aber gelungen, diese groben Bissen herabzuwürgen. Wie haben sie das nun angestellt? Denn daß hier die Annahme einer gleichzeitigen Aktion der Rami und Unci auf Schwierigkeiten stößt, ist ja klar. Die sich schließenden Rami würden die Beute festklemmen und die Mühe der Unci unmöglich machen. Auch scheint der Oesophaguseingang für das Verschlingen großer Beute so ungeeignet wie möglich.

Wenn ich nun auch leider einen solchen Akt der Verschlingung einer Diatomee nicht gesehen habe, so finden wir doch schon bei andern Autoren die Beobachtung nicht gleichzeitiger Aktion der Hauptskeletteile (Hirschfelder, Gosse[2]). Ich mache mir nun folgendes Bild. Für die große Beute wird der Kauapparat möglichst weit nach vorn gebracht, was durch Kontraktion des Extensor mallei dessen Caput laterale und mediale besorgen können. Dann dürfte der durch denselben Muskel extendierte Malleus seinen Uncus ziemlich weit aus der Mundhöhle vorstrecken können und bei weit geöffnetem Incus und Kontraktion der Manubriumabduktoren werden die Zähne weit klaffen können. Werden sie jetzt durch Kontraktion der Flexoren einwärts an die Beute gepreßt, so können sie, wenn sie über sie greifen können, sie mit

[1] Vgl. auch de Beauchamp 1909, S. 221.

[2] Abs. 31, it is also evident that they (the rami) have a motion of separating and closing independent of the mallei, though this is comparative limited in extent, and not very often exercised.

einem Schlage zwischen den geöffneten Rami in den Oesophagus einführen. Der Eingang in letzteren mag inzwischen dadurch verbessert sein, daß er im ganzen mehr nach vorn gezogen ist und auch der stark vorspringende Pharynxboden durch Zug der Mm. fulcro-mucosi brevis et longus etwas aus dem Wege geräumt ist. Würde nun der Pharynx in die Tiefe sinken, die Flexoren die Beute hinabstopfen und die Längsmuskeln des Oesophagus sich kontrahierend gewissermaßen dem Magen der Beute entgegenbringen, so wäre wohl der Schluckakt als mit einem Male erledigt denkbar.

Ist dagegen, wie bei Diatomeen, die Länge des Objektes größer, als daß es mit einem Male geschluckt werden könnte, so wäre noch folgender Mechanismus denkbar. Die nur in die Seiten gekrallte Beute ist in den Pharynx geschoben. Damit nun beim Neuausholen die Unci dieselbe nicht hinauswerfen, könnten einmal die zusammenfedernden Ramis sie wie eine anatomische Pinzette festhalten, während die gekrümmten Zähne leicht an ihr gleiten könnten; ferner aber kann die Richtung der Zähne durch die Muskeln am Processus anterior und posterior von der Richtung schräg nach innen in eine mehr nach vorn gedreht werden. Indem der Processus posterior vom M. fulcro-manubricus nach vorn, der anterior von den Mm. laterales nach hinten und außen bewegt wird, könnte die Streckung des Malleus bei fast querer Gelenkachse erfolgen[1], ohne wesentliche Reibung an der Beute, und er dann mit seinen Zähnen zu neuer Aktion an die Beute gelegt werden. Die Bänder würden meiner Meinung nach einer solchen Aktion durchaus Spielraum lassen. Einer Überabduktion des Processus anterior würde das Lig. fulcro-manubricum eine Grenze setzen. Die Anlegung, d. h. die Rückkehr in die mehr transversale Richtung der Zähne, dürfte die direkte Folge der Spannung des Lig. incudiuncicum bei der Extension sein.

Jedenfalls sieht man so leicht, welch eine Menge von Bewegungsmöglichkeiten dieser wundervolle Apparat besitzt.

c. Das Lumen des Mastax.

Das Gesamtlumen des Pharynx hat eine außerordentlich komplizierte Gestalt. Denken wir uns die beiden Rami geschlossen, wie in der Ruhe, so teilen sie das Mastaxlumen in eine vordere und hintere Hälfte, die nur durch einen engen Spalt in Verbindung sind. Vor den Spitzen der Rami kommunizieren sie noch durch den quergestellten

[1] Hier sei noch auf die aus obigem Zitat ersichtliche Beobachtung Gosses hingewiesen, daß eine Drehung des Manubrium tatsächlich mit der Extension verbunden ist.

Spalt des Oesophagus, der sich ja in den oberen und unteren Teil öffnet. Das versteht sich leicht, wenn wir von dem erweiterten Lumen ausgehen.

Würden nämlich die Spitzen der Rami weit getrennt sein, so würden wir sehen, wie die Rückwand sich ziemlich glatt zwischen ihnen ausspannt, nach oben in die Vorderwand des Mastax, nach unten in die Dorsalwand des Oesophagus übergeht. Schließt sich nun der Incus, so müssen durch dessen Spitzen, die vorher seitlichsten Teile der Rückwand einwärts bewegt, gewissermaßen als Falte vorgezogen werden und so ein Teil des Lumens an der Rückwand sich abfalten (gerade in Verlängerung des Oesophagus), bis auf eine medioventrale spaltförmige Verbindung mit dem vorderen Teil des Lumens. Wo die Falten nach vorn hin aufhören (es geschieht dies in unserm Fall mit der Vorderfläche der Unci), tritt natürlich wieder breite Kommunikation zwischen dem dorsalen und ventralen Raum ein. Dies Spatium posterius wird also nur bei geschlossenem Incus ein deutlich begrenzter Raum sein.

Das Spatium posterius des Pharynxlumen hat bei geschlossenem Incus als Vorderwand die Unterflächen der Rami, bis zu den Kämmen nach außen, die so ein von beiden Seiten zugeschrägtes Dach bilden. Gegen dieses Dach legt sich nun ziemlich dicht die ebenfalls dachförmige Ventralwand, vom Dach des Mittellappens des Mastax gebildet (Fig. 32). So geht der Raum fast ganz verloren, indem der Spalt zwischen den Rami sofort in zwei divergierende Spalten ausläuft. Wo das Dach vorn schmaler und niedriger wird, vereinigen sich natürlich auch die Spalten, und von hier dringt noch ein kurzer Recessus bis an die dorsal ventrale Ecke der Lamina fulcri zwischen den Schenkeln der Funda, wenigstens deren hintersten Teil und zum Teil hinter der Bulla ventralwärts vor. Recessus fulcralis.

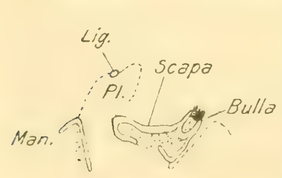
Nach rückwärts, wo ebenfalls das Dach des Mittellappens abfällt, in die Ventralwand des Oesophagus, erscheint das Lumen im Medianschnitt (Fig. 31 *g*) wesentlich größer, doch muß man bedenken, daß hier von der Seite her die durch Schluß der Ramusspitzen vorgezogenen Falten einspringen (die Plicae lateralis) und damit das Lumen wieder fast auf einen Spalt eingeschränkt wird. In dem ganzen Cavum posterior ist also bei zusammengelegtem Pharynx und Oesophagus nicht viel Raum vorhanden.

Das Cavum anterius würde eine annähernd halbkugelförmige Gestalt haben, wenn seine untere Fläche eben in Höhe der Scapae läge und auch die Plicae lateralis hier abgeschnitten wären. Tatsächlich erheben sich aber bauchseitig die beiden Montes aus der Hinter- und Ventralwand, so daß zwischen ihnen nur ein dünner Spalt bleibt, die

Rima interbullaris. Auch über die Culmina dringt nur eine Tasche, vorn übergehend in einen kleinen Spalt, ein, so vorn ein wie ein T-Balken zu ihr gestelltes Täschchen bildend, den Sinus praebullaris.

Auch der hintere Teil des Lumens ist stark eingeengt, indem sich hier von den Seitenteilen des Bodens die Masse des Mallearapparates mit Muskeln und Epithelien erhebt und mit der anhängenden Clavula. Diese Erhebung beginnt median an den Spitzen der Rami, also wo wir im Spatium posterius die Plicae laterales haben, und reicht, der Seitenwand folgend, etwa bis zur Mitte derselben. Somit bleibt als einziger größerer Raum, als eigentliches Cavum mastacis, nur vorn der etwa von der Mitte des Mastax bis zum Hinterabfall der Montes reichende Raum (vgl. Fig. 31 *f*, Fig. 32 *g*, 8 *h* rechts). Seine Ventralwand wird von den annähernd quer gestellten Abfällen der Montes und dem in querer Richtung sich anschließenden Epithel gebildet, die Hinterwand von den Fossae scaparum und den sich anschließenden Weichteilen, in denen eine Strecke weit die Vorderkante des Processus ventralis manubrii freiliegt. Die Vorderwand sind die Ränder des Pharynxeinganges. Da Hinter- und Vorderwand sich flach einander entgegenwölben, bleibt nur eine niedere Lateralwand, die rein epithelial, also sehr dünn ist, so daß das Lumen hier bis dicht unter die äußere Oberfläche des Pharynx reicht.

Immerhin sind diese seitlichen Teile durch eine Epithelfalte, welche sich von der Hinterwand zwischen Manubrium und Alula erhebt, als besondere Recessus lateralis abgesetzt (Fig. 32 *g*).



Textfig. 13.

Durchschnitt des Mastaxskelettes aus einem Frontalschnitt, linke Seite. Durchbrochene Linie = nicht verstärkte Cuticula. *Lig*, Ligamentum incudiuncicum; *Man*, Manubrium; *Pl*, Plica.

Diese Falten ziehen von den Seiten der Montes bis zur Basis der Unci hinüber und gehen in die Weichteile im Hammerwinkel über. In ihrer vorderen inneren Kante liegt das Lig. incudiuncicum (Plicae ligamentales Fig. 32 *g*; Textfig. 13).

Von der sehr unregelmäßig gestalteten Dorsalwand ragen in diesen Hauptteil das Cavum mastacis, die Vorderenden der ersten Uncuszähne und die Knäufe der Clavulae (Fig. 32 *g*) herein. Dafür schickt das Cavum lateral von den Clavulae einen Recessus zwischen sie und die Plicae ligamentales (Recessus submallearis). Ferner erstreckt sich natürlich median der Hohlraum zwischen Unci + Clavulae beider Seiten bis zur Hinterwand des Pharynx. Da Clavula und Scapa ferner nicht verwachsen sind, trennt sie ein feiner unregelmäßiger (infolge der Juga und Sulci scapae)

Spalt, der den Recessus submallearis mit dem medianen Hohlraum verbindet.

Vom Hauptraum geht nun unter der ganzen Vorderwand des Mastax und in Verlängerung der Recessus laterales nach hinten ein Spalt, der den Hammerapparat von dieser Wand trennt, also vor allem vor dem Uncus hinwegzieht und direkt dorsal in das Spatium posterius übergeht. Eine Unterbrechung scheint mir dieser Spalt nur am dorsalen äußeren Teil des Uncus zu haben, von dem ich, wie ja schon erörtert ist, glaube, daß er mit der Epithelzelle des Pharynxeinganges verbunden ist.

Die seitlichen Teile dieses Spaltes, die an den Recessus lateralis grenzen, sind in der Regel weiter als der übrige Spalt. Wir rechnen sie noch zum Recessus lateralis, der also bis seitwärts vom Hammergelenk vordringen und hinter dem dorsalen Teil der Uncusplatte mit dem Spatium posterius anastomosieren würde. Seine Seitenwand zeigt eine Faltung, die wohl als eine Reservefalte für andre Stellungen des Kauapparates aufzufassen ist, und die sich weit nach vorn bis in den Recessus praebullaris verfolgen läßt.

Vom Recessus lateralis geht auch nach vorn eine kleine Bucht unterhalb des Sinus praebullaris in die Vorderwand ein, so daß zwischen diesem und jenem nur eine dünne cuticulabekleidete Lamelle stehen bleibt als Brücke, in der die Muskelfasern der Abductores caudae zum Lig. incudiuncicum ziehen.

Ob noch vom Recessus lateralis ein Spalt lateral vom Hammer caudal sich erstreckt, ist mir nicht sicher. Bestimmt ist hier außen ein Spalt in der Muskulatur, der oft recht beträchtliche Ausdehnung gewinnt. Wir nennen ihn Bursa intermuscularis. Seine Wände bilden Zellen von durchaus epithelartigem Charakter, und die Zelloberflächen sind so geordnet, daß ein virtueller Spalt hier den Recessus lateralis mit der Bursa verbindet. Wenn hier die Zellen nicht zusammengefügt sind, sondern einen feinsten Spalt lassen, so könnte man diesen vielleicht vom Mastax aus injizieren. Fütterung mit Tusche brachte kein Resultat, die Bursa blieb leer. Das kann nun wohl an der Feinheit des Spaltes liegen und daran, daß in ihm eine Flüssigkeitscirculation wie im übrigen Pharynx nicht stattfindet. Mit der Injektion durch Farbstoffe habe ich bisher noch keine brauchbaren Resultate erzielt, da es mir bisher noch nicht gelungen ist, dieselben in geeigneter Weise zu fixieren. Übrigens besteht die Schwierigkeit, daß man ja die Tiere in einer unschädlichen Farblösung halten muß und zwar eine Zeitlang, da sonst ein Eindringen in die Bursa kaum anzunehmen ist. In dieser Zeit könnte aber der Farbstoff auch resorbiert und so in die Bursa gelangt sein.

Sollte dieser Spalt nicht mit dem Pharynxlumen kommunizieren, so würde ich doch nicht anstehen, ihn als einen abgeschnürten Teil des Cavum mastacis aufzufassen, und seine Epithelzellen werde ich also mit denen dieses Raumes besprechen.

Für die Zugehörigkeit zum Lumen spricht übrigens noch, daß das Spatium posterius, wo es über der Zelle E_6 sich sehr verbreitert, in manchen Präparaten deutlich ein bis über die Caudae lateral vorgeschobenes deutliches Lumen zeigt, das in andern nur durch eine Struktur, die wohl der optische Ausdruck der aneinander gelegten Cuticula der Ventral- und Dorsalwand sein dürfte, vertreten ist.

Daraus geht dann auch hervor, daß die Zelle E_6 nicht die durch Schluß der Rami entstandene Falte ist, wie wir oben der leichteren Beschreibung wegen annahmen, sondern nur die innerste Kante einer solchen einnimmt, hinter der der Spalt weit tiefer einschneidet, nämlich bis an die Spitze des Processus anterior mallei.

d. Das Epithel des Pharynx.

Das Innere des Mastax werden wir von einem kontinuierlichen Epithel ausgekleidet zu finden erwarten, und da wir die Skeletteile als Cuticularbildungen auffaßten, solche aber stets an der Lumenseite ausgebildet zu werden pflegen, so müssen wir annehmen, die Basen der skeletogenen Zellen mit denen der übrigen ein Kontinuum bilden zu sehen. Im großen und ganzen glaube ich dies auch bestätigt zu finden, doch sind die Verhältnisse oft etwas schwierig. Wir befinden uns hier in demselben Gegensatz zu de Beauchamps Angaben, wie bei der Muskulatur.

Bei der Beschreibung werden wir so vorgehen, daß wir zuerst die Epithelverhältnisse am Incus als der Grenze rekapitulieren; dann besprechen wir die des Spatium posterius, des Spatium dorsale und endlich die des Spatium anterius.

Außer Deckepithelzellen kommen in der Schleimhaut Drüsenzellen vor, ferner Sinneszellen mit ihnen zugeordneten Stütz(?)-Zellen.

Unter den eigentlichen Deckepithelzellen kann man drei Arten unterscheiden.

1. Skeletogene Zellen, deren Oberfläche wenigstens teilweise von einer sehr dicken Cuticula bedeckt ist, die auch Zapfen und Falten in die Zelle senden kann. Das Plasma ist wenig färbbar und ziemlich homogen, der Kern ebenfalls blaß, doch kamen auch Schwankungen in diesem Verhalten vor.

2. Zellen mit meist stärker färbbarem Kern, deren Protoplasma

sich erst recht wenig tingiert, deren färbbarer Inhalt sich aber nicht gleichmäßig verteilt zeigt. Die Oberfläche ist von einer dünnen Cuticula überzogen. Manchmal ist die Zelle mehrkernig.

3. Zellen mit meist lebhaft und stets gleichmäßig färbbarem Protoplasma, gut färbbaren Kernen, kräftig ausgebildetem Stützfibrillensystem und einer dicken intensiv färbbaren Cuticula. Diese Zellen sind manchmal mehrkernig.

Die Zellen der zweiten Art dürften diejenigen Stellen einnehmen, wo die Innenhaut des Schlundkopfes zu Biegungen und Faltungen bei der Bewegung am meisten bestimmt ist, während die Zellen dritter Art da am typischsten ausgeprägt sind, wo größere Stücke nur als ganzes Bewegungsveränderung erfahren. Da die Unterschiede also wohl eng mit der Funktion zusammenhängen, zeigen sie wie diese allerlei Übergänge.

Daß das Fulcrum von zwei Paar Zellen gebildet werde, sagten wir schon (Fig. 32 *b*, 31 *g*). Von ihnen umschließen die ventralen, E_1, die Lamina, die dorsalen, E_2, liegen zu beiden Seiten der Funda. Somit liegt das Fulcrum in einer Epitheltasche. Denn die mit Eosin sich lebhaft tingierende Substanz der Extremitas ventralis, die auch zu Orange G und Gold große Affinität zeigt, dürfte nach diesen Reaktionen der Substanz der Stützfibrillen gleichzusetzen sein. Wird sie doch auch durch Kalilauge leicht gelöst. Oben wird die Tasche durch die Zelle (E_3, Fig. 32 b_1), des Spatium ant. vervollständigt. Zu den Seiten schließt sich rechts und links je die Bullazelle (Fig. 31 *g*, 32 *c*, E_4) an, die in dem Eingang in die Bulla den Kern hat, die laterale Wand ihrer Cuticularbildung aber noch völlig bedeckt, während deren Unterseite größtenteils ins Spatium posterius sieht. Dorsal schließt sich ihr die Zelle der Scapa E_5 an, die ebenfalls ihren Kern am Eingang in die Höhle hat und die laterale Fläche der Unterseite mit ihrem Protoplasma überzieht (Fig. 32 *g*, 31 *c*). Durch die reiche Muskelinsertion im Bereich der Alula sind die Verhältnisse hier natürlich undeutlich. Der medialere Teil zeigt den Plasmaüberzug deutlich, und die Zelle gewinnt noch das Lumen des Spatium posterius (Fig. 32 *g*), und zwar ventral in bedeutenderer Ausdehnung als dorsal, sich an der Bildung der Vorderwand desselben beteiligend.

An die Zelle E_5 der Scapa schließt sich nach hinten die Eckzelle E_6 an, eine Zelle vom stark cuticularisierten Typus 3, die die Übergangsfalte in das Spatium dorsale bildet und weit herab die Dorsalwand des Spatium posterius darstellt (Fig. 32 *k*, 8 *i*, 31 *f*).

In Spatium posterius schließt sich an die Zellen der Fulcrumtasche ein symmetrisches Paar Zellen an, E_7, den flachen Boden des Recessus fulcralis bildend. Seitlich lehnen sie sich an die Bullarzellen (Fig. 32 *c*).

Weiter dorsal folgt medial eine Vertiefung und dann erhebt sich die First der dachförmigen Hinterwand, rechts und links unmittelbar neben der Mediane eine Drüsenmündung tragend. Seitlich davon finden wir die Körper von zwei eigenartig gestalteten Zellen, wie die Verhältnisse hier überhaupt etwas verwickelt liegen. Wir gehen bei der Beschreibung wohl am besten von den beiden Drüsen E_9 aus, vgl. auch Fig. 33 *a*, Taf. XXVI.

Diese liegen ungefähr in der Mitte der Dorsoventralausdehnung des Mittellappens, seinen Seitenwänden (den Mm. fulcro-manubrii) dicht an und füllen je etwa ein Drittel des transversalen Durchmessers aus (Fig. 8 *k*, 33 *a*, 32 *f*, 31 *f*). Den Boden (Hinterwand) des Mittellappens erreichen sie nicht, derselbe wird hier von neuroiden Zellen eingenommen. Die anteroposteriore und dorsoventrale Ausdehnung sind annähernd doppelt so groß als die transversale, und die Form nähert sich so der eines halben Würfels. Nach ventral und innen schicken sie aber ganz vorn einen Fortsatz (32 *d*), eben jenen, der sich verjüngend an der Basis der Dachfirst zur Ausmündung gelangt (Fig. 33).

Auf der Vorderfläche der Zelle bis zu ihrer Mündung erstreckt sich vom Rücken her die flache Fortsetzung einer Epithelzelle (E_{10}, Fig. 31 *f*, 32 *d*), sie vom Spatium posterius trennend. Der Bau der Zelle gleicht durch den großen Kern mit sehr großen Nucleolus und dem stark färbbaren, vacuolisierten, besonders um den Kern dichteren Plasma, den großen Speicheldrüsen der Seitenlappen.

An der Ventralseite dieser Speichelzelle liegt nun die erwähnte merkwürdig gestaltete Epithelzelle (E_8, Fig. 31 *f*, 32 *d*). Sie verjüngt sich nach hinten und würde vorn breit an das Lumen herantreten, wenn sich ihr nicht der Ausführgang der Drüse mit der sie deckenden Epithelschicht einlagerte und sie so rundlich ausschnitte und vom Lumen abdrängte. Aber unter diesem Gewebsstrang quillt die Zelle gewissermaßen nach innen und vorn vor, und es entsteht so ein langer Fortsatz, der die Epitheldecke des Daches hier eine Strecke weit bildet und an der First mit dem der andern Seite verschmilzt, so daß wir also eigentlich ein zweikerniges Syncytium vor uns haben. Dieser ventrale Teil der First wird dann dorsal von einem größeren Sinnesorgan begrenzt, das bereits de Beauchamp 1909 richtig dargestellt hat

(Fig. 82). Auch nach den Seiten schickt unsre Zelle einen Fortsatz an den Drüsengang vorbei vorwärts, der jedoch ziemlich dünn ist. Er erreicht die Bildungszelle der Scapa; die ventral von diesem Fortsatz gelegene kleine Zelle (Pn_5, Fig. 32*c*), ist vielleicht eine Ganglienzelle.

Weiter nach hinten wird die Umschlagfalte zwischen Vorder- und Hinterwand bis an die erste Oesophaguszelle von einer einzigen, oberflächlich sehr gestreckten Zelle E_{11} gebildet, die nur unmittelbar am Oesophagus verdickt ist und hier den Kern enthält (Fig. 32 *f*, *i*, 33*b*, 31 *f*). Auch an der Bildung der Vorderwand ist sie im dorsalen Teil erheblich beteiligt, während dieselbe ja ventral fast ganz von der Scapazelle und Scapa gebildet wird. Dies Element gehört ausgesprochen zum hellen Typus.

Einwärts schließt sich eine noch längere Zelle vom Typus 3 an, deren Vorderende wir schon auf der Drüsenzelle kennen lernten und deren Hinterende ebenfalls am Oesophagus liegt, die also, die vorige begleitend, die Seitendeckung des Daches bildet (E_{10}, Fig. 32 *d*—*g*, 31 *f*, 33*a*, *b*). Wo am dorsalen Sinnesorgan die First des letzteren stark eingedellt ist, erzeugt sie rechts und links eine eigenartige kammförmige Bildung (Fig. 31 *g*, 32*h*). Der Hauptteil der Zelle ist von der Oberflächenausbreitung deutlich halsförmig abgesetzt. Der Hals biegt sich seitlich, und es kommt somit der Hauptteil hinter die Oberflächenausbreitung von E_{11}, ja etwas hinter diese Zelle selbst zu liegen, der sie sich im übrigen ventral anschmiegt (Sagittalschnitt Fig. 31 *f*). Die Zelle ist zweikernig; ventral stößt sie an die Drüsenzelle.

Ein ganz ähnliches zweikerniges Element bildet den hinteren Teil der Dachfirst als unpaare mediane Zelle E_{12}, deren Körper tief versenkt ist (Frontalschnitt Fig. 32*i*), während der Hals zur Oberfläche aufsteigt. Ihre Beteiligung an der Dachfirst ist insofern geringer, als sie vom dorsalen Sinnesorgan nicht ganz bis zur vorderen Oesophaguszelle reicht. (Medianschnitt 31 *g*.)

Es schieben sich hier nämlich noch zwei Zellen ein, oberflächlich sich in der Mediane berührend (E_{13}). Mit ihrem Halse umgreifen sie seitlich die Mittelzelle und biegen sich dabei gleichzeitig rückwärts, so daß ihr einkerniger Zellkörper (Fig. 31 *g*, 32 *i*, 33) hinter der Medianzelle der Ventralseite der vordersten Oesophaguszelle anliegt.

So überzieht das Epithel den Mittellappen nur als dünne Schicht. Das wird dadurch ermöglicht, daß die Zellkörper mit den Kernen in die Tiefe gerückt sind, wo sie den dorsalen und die seitlichen Teile des Lappens einnehmen. Die Mitte bleibt so für die Muskeln frei, die wir ja bereits S. 488 beschrieben und für die Sinnesapparate, die hier den

Hauptplatz in Anspruch nehmen. Da die zu letzteren gehörigen Zellen den Boden einnehmen, so kreuzen sich ihre dünnen Fortsätze annähernd rechtwinklig mit den Muskelsystemen und sind zwischen diesen recht schwer zu verfolgen. Wir geben daher nur einiges weniges hier an.

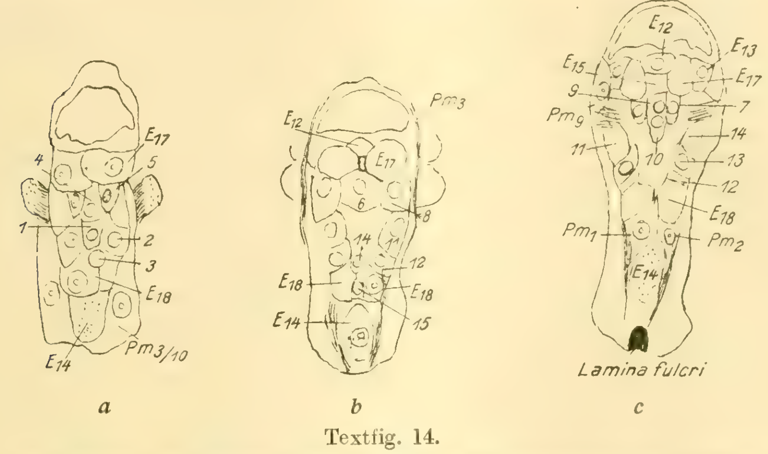
Als Bildner des Epithels haben wir im Bereich der Gruben zwei große Zellen anzusehen, die wir wieder ihre Hauptzellen nennen wollen. Die der ventralen Grube (E_{14}, Fig. 32*c*, 31*g*), liegt am Boden, bauchwärts von den Kernen der Mm. fulcromucosi mit großem Kern und besonders im Basalteil stark färbbarem Plasma. Sie geht in einen seitlich zusammengedrückten Hals über, der sich zwischen den Muskeln durchsteckt und, besonders in Frontal- und Querschnitten deutlich nachweisbar (Fig. 32*c*, 33*a*—*c*, Textfig. 14) zur Basis der ventralen Grube führt. Ob ich diese Grube als Sinnesgrube bezeichnen darf, in Rücksicht darauf, daß ich einige in der Tiefe liegende (Sinnes-) Zellen des Ganglion pharyngeum sich in dieser Richtung strecken sah, ist mir nicht sicher.

Das hintere Organ stellt eine ziemlich tiefe dicht mit kurzen Flimmern gefüllte Grube vor, deren Hauptzelle, die zweikernige E_{15}, ventral von E_{12} zuerst getroffen wird (Fig. 32 *h*), etwas höher deren Hals mantelartig umfaßt und dann zwischen den Muskeln durch zum Sinnesorgan tritt (Fig. 33, 31*g*, 32*g*). Ob die ihr vorn angelagerte Zelle E_{16} eine gleiche Bedeutung hat, konnte ich nicht sicher ermitteln. Sie hat den Habitus einer Epithelzelle. Zu dieser Grube ziehen nun die Fortsätze von vielen der am Boden des Lappens gelegenen Zellen. In Schnitt 33 *b* sieht man sie von allen Seiten an die Grube herantreten. So treten von dorsal her zum mindesten vier solcher Fortsätze heran, die man in Fig. 33 *a* von den zugehörigen Zellen im Winkel zwischen E_9 und E_{16} sich sammeln sieht. Eine derselben, die große Zelle E_{17}, Fig. 32*h*, 31*f*, deren Körper ganz am Boden des Mittellappens nach rückwärts vom M. adductor ventr. der Wand des Oesophagus anliegt, hat deutlich epitheloiden Charakter und dürfte daher ein Stützelement sein. Eine ganz ähnliche Zelle finden wir beiderseits am Ventralende des Ganglion, von wo ihr Fortsatz dorsal vorwärts zieht (E_{18}, Fig. 32*d*, *e*, Textfig. 14, Fig. 31*g*). Auch ihn begleiten Fortsätze der kleinen Zellen, von wievielen konnte ich nicht ermitteln.

Solcher kleinerer Zellen, die hiernach also großenteils Sinneszellen sind, besitzt das sogenannte Mastaxganglion 22 (Fig. 32, Textfig. 14). Ihre Anordnung ist folgende. Dorsal liegen ganz oberflächlich drei Zellen, eine kleinere hellere median, Pg_1, und je eine größere dunklere, Pg_2, lateral, ventral und unmittelbar am M. adductor ventralis (Fig. 32*f*).

Ventral von der mittleren liegt noch eine kleine, Pg_3, und ebenso dorsal von ihr Pg_4. Letztere bedeckt vom M. adductor, keilt sich zwischen die beiden großen Stützzellen, und hat zur Seite ein wenig dorsal noch zwei kleine Zellchen, Pg_5. Vor dieser letzteren liegt dann eine Querreihe von wieder drei kleinen Zellen, $Pg_{6, 7}$. An diese schließen seitlich jederseits eine beträchtlich größere Zelle an, Pg_8. Median liegen dann nochmal zwei kleine Zellen, die eine dorsal von der andern, Pg_9 und $_{10}$.

Die erwähnten größeren lateralen Zellen sind dorsoventral am Rande des Mittellappens gestreckt, werden jedoch vom Sarcoplasma des Transversus außen umhüllt; nach vorn liegen ihnen keine Elemente mehr auf.



Textfig. 14.

Umrißzeichnung vom Lobus medius des Mastax aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten. *a*, hinten; *c*, vorn. Die einfachen Zahlen stehen für Pg_1 usw.

Hier tritt vielmehr das Nervenbündel von dorsal und lateral ein. Ventral schließt sich eine ganz ähnliche Zelle an, Pg_{11}. In dem Spalt zwischen dieser und der ventralen großen Stützzelle sehen wir dann noch einen Zellkörper, der sich weiterhin mehr vor die letztere lagert, so in der vorderen Schicht das ventrale Ende der Reihe bildend, Pg_{12}. Dorsal legt sich ihr noch eine kleine Zelle, Pg_{13}, an, und endlich finden wir ventral zwischen den beiden großen Stützzellen noch zwei kleine Zellen, Pg_{14} und $_{15}$.

Wir sehen also so, abgesehen von den vier großen Stützzellen, vier Paare größeren Typus und drei Paare + acht unpaare Zellen eines kleineren Typus, im ganzen 22 Zellen, dieses sogenannte Ganglion bildend. Sie nehmen in ihm wesentlich die Ränder ein, während die Mitte von »Punktsubstanz« erfüllt ist. Da ohne besondere Methoden die Analyse

selbst dieser einfachen nervösen Zellanhäufung nicht durchführbar scheint, mag das Gesagte hier genügen. Es sei noch bemerkt, daß ich mit DE BEAUCHAMP in diesem Ganglion das Homologon des von andren Rotatorien bekannten Suboesophagealganglions sehe.

Im Spatium dorsale gestaltet sich der Bau der Wand sehr viel einfacher, deren ventralen Teil wir ja schon in den Zellen E_6 kennen lernten. Die Hinterwand wird bis zum M. abductor dorsalis nur von Epithel des Oesophagus gebildet, das hier keine Kerne aufweist. In der Gegend des genannten Muskels aber tritt an seine Stelle jederseits eine große Zelle, die Klappenzelle.

Hier springt nämlich von beiden Seiten die Wand ventral firstartig, doch nur flach vor, und die Abdachungen werden jederseits von zwei Zellen des Typus 3 gebildet mit großen Kernen und derber Cuticula (E_{38} und $_{42}$, Fig. 32 *k*, *i*, 31 *c*—*f*).

Die First ist jedoch nur an einem Punkte scharf, im größten Teil angeschnitten, ja etwas eingesenkt. Das kommt daher, daß hier Zellen die Oberfläche gewinnen, die nicht ganz bis auf die Außenfläche der Cuticula jener großen Elemente heranreichen, sondern ungefähr mit deren Innenfläche abschließen. In dieser flachen Rinne, die hinten breiter, nach vorn sich zuschärft, entwickelt sich eine dichte Bürste von kurzen kräftigen Flimmern mit deutlichen Wurzeln, die immerhin noch lang genug sind, um aus ihrer Rinne vorzuragen. Die zugehörigen Zellen sind vier. Zwei hintere liegen jederseits des kleinen Längsmuskels Pm_{13} (Add. manubrii dorsalis), hinter dem M. abductor dorsalis. Von ihrem zweikernigen Körper zieht ein Hals unter besagtem Muskel durch und entwickelt an der Oberfläche Flimmern (Fig. 31 *g*, E_{19}, 32 *l*, *m*, 8 *h*, *i*, E_{19}). Vor dem M. abductor finden sich die beiden andern Zellen dicht nebeneinander, nach vorn keilförmig zugeschärft als relativ niedrige Zellen, die in geringer Ausdehnung dem vorderen Teil der Bürste aufliegen (Fig. 8 *h*, 32 *k*, 31 *g*, E_{20}). Auch diese Rinne wird von DE BEAUCHAMP 1909, S. 185, bereits richtig beschrieben und abgebildet, doch faßt er sie als ein Sinnesorgan auf, ohne für die Flimmern Beziehungen zu bestimmten Zellen nachzuweisen, oder eine Innervation zu sehen. Auch wir vermissen eine solche und sehen in dem Apparate eine einfache (motorische) Flimmerbildung.

Dorsal werden diese beiden Zellen von einer großen zweikernige bedeckt (E_{21}, Fig. 8 *g*, 32 *k*, *l*, 31 *g*), die halsförmig, doch langsam sich verschmälernd, vor und dorsal von ihnen zur Oberfläche zieht, die sie genau da erreicht, wo die Bürste endet, also die beiden Seitenzellen

eine scharfe First bilden. Sie endet an der Oberfläche kreisförmig und trägt hier eine tiefe Grube, in der reichlich Flimmern stehen. Daß es sich auch hier um ein Sinnesorgan handelt, wie bereits DE BEAUCHAMP meint (1909, S. 183), beweisen die von rechts und links herantretenden Nerven (Fig. 32 *k*, *PN*). Dieselben gehen aus dem Plexus pharyngeus dorsalis hervor und sind wohl Fortsätze der großen bipolaren Zelle Pn_3. In PN_3, Fig. 32 *k*, *l* sehen wir diesen Nerven sich aus dem Plexus sondern, quer an E_{21} herantreten und an den Seiten dieser Zelle zum Sinnesorgan verlaufen.

Seitlich vom Sinnesorgan wird die Cuticula von zwei Zellen E_{42} gebildet, deren Körper mit Kern weit dorsolateral in der Leibeshöhle liegt, hinter und außerhalb von der Mundbuchtzelle Ce_2 und $_3$. Nur mit einem langen dünnen Fortsatz erreichen diese Zellen zwischen genannter und E_{38} die mediane Partie der dorsalen Pharynxwand, wo sie auch die kurze First hinter dem Sinnesorgan bilden (Fig. 32 *h*—*l*, 8 *g*).

Das Spatium anterius wird längs der Mitte von den Montes und Scapae begrenzt, deren Bildungszellen also hier das Epithel sind. An die Bullazelle schließt dann seitlich (Fig. 32 *c*, 31 *f*) die Epithelzelle E_{22} unterhalb des Ligamentes, die vordere und Seitenwand bildend. Die ventral ihr aufliegende, in Fig. 32 *b* elegant gebogene Zelle Pn_6 ist vielleicht eine Ganglienzelle. Daran fügt sich die rein epitheliale Falte (Plica ligamentosa), deren Bildungszelle sich an der Innenseite des Manubriums tief herabzieht (E_{23}, Fig. 8 *i*, *h*, 32 *g*, 31 *c*, *d*).

Beide Zellen stehen dem Typus 3 nahe.

Dorsal geht ja die Plica ligamentosa in den Hammerapparat über, und hier dringt also von hinten Mesoderm in Gestalt der M. flexor mallei und uncicus ein. Diese werden außen und vorn von der Bildungszelle des Uncus E_{24} (Fig. 32 *i*, 31 *d*, 8 *i*) und dem Uncus selbst überzogen, innen von der Fortsetzung der Faltenzelle und der Bildungszelle der Clavula E_{25} (Fig. 8 *h*).

Weiter auswärts kommen wir in den Recessus lateralis, dessen Boden wie folgt bekleidet wird. Im dorsalen Teil schließt sich an die am Manubrium weit nach hinten reichende Uncuszelle dieses letztere selbst mit seinen drei Bildungszellen an und gibt mit seiner Vorderfläche den Boden des Recessus (E_{26-28}, Fig. 32 *g*—*k*, 8 *i*, 31 *c*, *d*) ab. Weiter ventral schieben sich zwei große Zellen vom Typus 3 davor, bis gegen die vordere Tasche reichend (E_{29} und $_{30}$, Fig. 32 *e*, *g*, 31 *b*).

Indem sich besagte Zellen über die Außenfläche des Handgriffs nach hinten wölben, gewinnen sie den Anschluß an die Hammerzellen

selbst und kleiden hier von innen die Bursa intramuscularis aus. Diese Auskleidung wird weiter dorsal von der Zelle des Processus posterior selbst besorgt, die entsprechend stärker tingierbar ist als ihre Genossen und endlich von der schon mehrfach erwähnten Plica oesophagea (E_6).

Die Außenwand der Bursa hat ganz den Habitus der Rückwand des Oesophagus, deren unmittelbare Fortsetzung sie ja bildet. Sie gehört dem Typus 2 an und bildet nur einen dünnen blassen Überzug über die hier gelegenen Muskeln. Ihr Kern findet sich in der ventralen Ecke der Bursa (Fig. 32 *e* links, Fig. 31 *a*, 8 *i*, 31).

Hier schließt noch eine kleine flache Zelle an, die die Oberfläche ebenfalls erreicht und die Ausstülpung unter die Muskelfasern auskleiden dürfte (E_{32}). In diese münden hier die großen Speicheldrüsen von hinten ein.

Es sind das jederseits eine größere ventral und eine kleinere dorsal gelegene Zelle, die, wie schon andre Autoren beschrieben haben, ganz von der Muskulatur der Seitenlappen eingehüllt werden. Besonders ist es der schalenförmige M. abductor ventralis, der sie von der Bauch-, Lateral- und Vorderseite umfaßt. Hinten und innen besorgen der M. scapalis und weiter vorn das Sarcoplasma und Sarcolemm des Fulcroscapalis das gleiche. Die größere Zelle E_{33} hat zwei Kerne, von denen besonders der vordere sehr beträchtliche Dimensionen zeigt, die hintere einen. Wie in der Drüse des Mittellappens sind auch hier die Nucleoli sehr groß, das Plasma stark tingierbar, aber vacuolisiert und in der Nähe des Kernes in größerer Menge vorhanden. Die von den Autoren beschriebene Asymmetrie konnte ich oft, aber durchaus nicht regelmäßig, auffinden (Fig. 32 *b*, *c*, 31 *c*, *d*, 8 E_{33} und $_{34}$).

Die Außenwand des Recessus praebullaris wird in seinem vordersten Winkel von einer kleinen Zelle gebildet, die zugleich hier die Erzeugerin des Ligamentes sein dürfte (E_3, Fig. 32 b_1).

Nach vorn wird nun das Epithel durch einen ventralen Halbring fortgesetzt, der jederseits aus einer großen dreikernigen Zelle E_{35} besteht (Fig. 8 *h*, 32 *c*—*g*, 31 *c*—*e*), die mit ihrem lebhaft färbbarem Plasma dem 3. Typus nahekommt. Dorsal schließt sich jederseits eine ebenfalls nur schmale Zelle an, die dem zweiten Typus zugehört und bis an die Zelle des Spatium posterius reicht (E_{36}, Fig. 32 *h*, 8 *h*, 31 *c*).

Der Abschluß gegen den Mund wird nun folgendermaßen bewerkstelligt: Die obengenannte Klappenzelle E_{38} schärft sich nach median vorwärts zu, und ihr medianes Ende sowie das Sinnesorgan werden von vorn überlagert von einer Zelle (E_{37}), ebenfalls des dritten Typus, deren Bauch mit zwei Kernen nach rückwärts vorsteht und dem Hals der

Hauptzelle des Sinnesorganes aufliegt (Fig. 31 *g*, 8 *f*, 32 *h*—*k*). Zu beiden Seiten dieser kurzen stumpfen Mittelklappen, aber schon etwas weiter hinten, schließt sich an die Zelle 38 eine große ventral verbreiterte Zelle des Typus 3, die fast transversal gestellt die Unci bedeckt und von der wir einen Zusammenhang mit diesen oben annahmen (S. 492 f.). Sie ist einkernig und bildet eine große dorsale Seitenklappe E_{39} (Fig. 31 *c*—*f*, 32 *e*—*i*, Fig. 8 *g*). Lateral neben ihr erscheint noch eine dritte Zelle gleicher Art, deren Kern lateral und dorsal dicht an der Ringzelle E_{40} (Fig. 31 *b*—*f*, 32 *c*—*g*) liegt. Von hier erstreckt sich die ebenfalls flache Zelle, die dazu recht schmal bleibt, in medialer und ventraler Richtung vor den Pharynxeingang. Da diese Zelle noch weiter vorn steht als ihre Nachbarin, fügt sich lateral von ihr noch eine Epithelzelle des zweiten Typus ein, sie mit dem dorsalen Zipfel des ventralen Halbringes verbindend (E_{41}, Fig- 31 *c*—*g*, 32 *c*—*e*).

Die Hinterfläche der Zellen des Mundbodens wird von einer Verbreiterung eben dieser Zellen überzogen.

Zwischen den lippenförmigen Zellen untereinander, sowie zwischen ihnen und dem ventralen Halbring schneiden tiefe Spalten ein, so daß der Apparat offenbar leicht auseinander gefaltet werden kann, Fig. 3 *b*, Taf. XXI.

Dazu dienen für die dorsalen Seitenlippen zweifellos die Extensores mallei.

Wir haben also im Pharynx im ganzen 91 Epithelkerne mit 75 mehr oder weniger gut umgrenzten Plasmaleibern; dazu 42 Muskelkerne mit 38 gut umgrenzten Sarcoplasmen, ferner 22 nervöse Zellen im Mittellappen, wozu noch 12 Ganglien- oder zweifelhafte Zellen kommen (siehe beim Nervensystem), so daß die Gesamtzellzahl des Pharynx 137 mit 165 Kernen beträgt. Alle diese Elemente muß ich für völlig konstant halten, da ich nie eines vergeblich gesucht habe.

2. Der Oesophagus.

(Fig. 34, 35, Taf. XXVI.)

Betrachten wir den Rest des Darmkanals von *Hydatina* zunächst möglichst objektiv und unabhängig von den Verhältnissen bei andern Formen, so erscheint er uns als ein einheitliches Gebilde. Allenfalls kann man den vordersten dünnen Abschnitt als Oesophagus unterscheiden. Dieser verläßt dorsal den Schlundkopf als ein zunächst äußerlich stark dorsoventral abgeplattetes, dann mehr cylindrisches Rohr, das anfangs wenig, dann rasch an Umfang zunimmt und äußerlich all-

mählich in den Hauptteil des Magendarmes übergeht. Letzterer ist vorn dick, hinten konisch verjüngt, wenn gefüllt, etwa von Gestalt einer Urne, besonders in der Ansicht von vorn. In der Seitenansicht sieht man deutlich, daß das Gebilde über den Keimdotterstock gebogen, mit hin seine Längsachse einen ventral convexen Bogen macht. So entsteht eine hintere große Curvatur, die völlig convex verläuft, und eine ventrale kleine, die nach anfangs sehr stark convexer Biegung, dann gegen die Bauchseite concav verläuft. Übrigens wechselt die Gestalt sehr, je nach der Füllung. Der leere Magendarm ist wesentlich schlanker, vorn eine Strecke weit fast cylindrisch, auch tritt die Krümmung übers Ovar weniger hervor. Der weibliche Geschlechtsapparat kann übrigens den Darm sehr weit aus seiner medianen und symmetrischen Lage drängen, wodurch dann natürlich entsprechend kompliziertere Oberflächenkrümmungen entstehen. Eine gewisse Asymmetrie der Lage war an den fixierten Tieren sogar die Regel.

Caudal geht der Magendarm durch Einmündung von Blase und Oviduct in die Cloake über. Den Seiten des Darmes sind vorn zwei schon von Ehrenberg richtig erkannte Verdauungsdrüsen von ungefähr Eiform angelagert, die etwa bis $^1/_3$ seiner Länge am Magendarme herabreichen und bis ungefähr in die Höhe der Schlundhinterfläche aufsteigen können.

An der Wand des Magendarmes kann man zwei Bestandteile unterscheiden, das Epithel und die Muscularis. Wie weit letztere bekannt war, ist aus der Literatur schwer zu ersehen. Erschlossen war sie aus den Kontraktionen bereits von den ersten Autoren, die sich mit Rädertieren beschäftigten. Sie bewirkt durch gewisse Fasern die Aufhängung der Eingeweide an der Körperwand, wie ebenfalls bereits bekannt. Da aber die Züge zum Teil dem ganzen Eingeweidekomplex gemeinsam sind, so werden wir sie nach dessen Besprechung bringen (S. 538); dort siehe auch die Literatur.

Der innere Bau des Verdauungstraktes läßt nun sehr deutlich mehrere Regionen unterscheiden, von denen wir die erste ja bereits Oesophagus genannt haben.

Der Oesophagus besteht aus mehreren (drei) Ringen, von denen sich die hinteren in die vorderen hineinschieben. Wir schreiten daher praktisch mit der Besprechung ebenfalls von hinten nach vorn vor. Der hinterste Ring hat vorn einen ungefähr quadratischen Querschnitt, der sich gegen hinten erweitert, abrundet und, wenn leer, ein spaltförmiges Lumen umschließt. So werden eine dicke vordere und ebenso hintere Wand unterscheidbar, die an den Seiten nur durch eine schmale

Verbindung zusammenhängen. Das ganze stellt ein Syncytium dar mit fünf Kernen (Oa_{1-3}), von denen vier ungefähr den Ecken des Quadrates entsprechen und auf gleicher Höhe liegen, während der fünfte mediodorsale etwas weiter vorn steht. Die Kerne sind kugelig (wenn der Oesophagus nicht gedehnt ist, also in dem in den Präparaten gewöhnlichen Zustand) mit kleinem deutlichen Nucleolus. Außerdem finde ich hinten zwischen den beiden Kernen ein tief färbbares Korn in hellem Hof (Fig. 34 *b*), das den gleichen Bildungen in den Cingulum- und Trochuszellen entsprechen dürfte. Das Plasma ist ziemlich dicht und enthält manchmal dieselben Granula wie der Mitteldarm. Der Innenseite entspringen von einem dunkel färbbaren Saum starke lange Wimpern, die wie eine Flamme in den Magen hineinragen und leicht von den angrenzenden viel feineren zu unterscheiden sind. Die basale Oberfläche sowie die Grenzen gegen den vorderen Ring und den Magen heben sich scharf gefärbt ab. Der Ring scheint dorsomedial am weitesten nach vorn zu reichen.

Ob der nächstobere Ring sich zu einem Syncytium schließt, wie ich glaube, kann ich nicht mit aller Bestimmtheit sagen. Auch in seiner Höhe bleibt der Querschnitt zunächst annähernd quadratisch. Die Ecken werden von vier deutlichen Zellen eingenommen (Ob_{1-2}, Fig. 34 in der Frontalansicht), die mediodorsal und ventral zunächst noch durch den letzten Ring getrennt werden, dem sie ja gewissermaßen aufliegen. Während sie sich aber medioventral bereits in der Höhe der Kerne berühren, schiebt sich dorsal eine mediane zweikernige Zelle, zum vordersten Ring gehörig, ein (Fig. 34, 8 *l*). Dadurch werden hier die Zellen basal wenigstens getrennt, während sie am Lumen vor dem letzten Ring (Fig. 35) sich erreichen und, wie mir scheint, verbinden (Fig. 8 *l*). So kommt hier etwas vor den vier Kernen ein zweiter, syncytialer Ring zustande, auf dem jene schon erwähnte zweikernige Zelle ruht. Diese im ganzen sechs Kerne beschreibt auch de Beauchamp und die six renflements, in denen sie liegen, 1909, S. 282. Überhaupt stimmt unsre Beschreibung von den Epithelien in Oesophagus und Mitteldarm weitgehend mit der de Beauchamps überein. Die vier zugehörigen Kerne zeigen den gleichen Bau wie die des vorigen Ringes. Das Plasma ist in dem Hauptteil der Zellen dunkel färbbar und dicht. Weiter nach vorn erscheint es lichter. Die Grenzen auch dieses Ringes sind dunkel tingierbar, der innere cuticulare Saum entbehrt der Wimpern. Jedenfalls schienen mir auch die am weitesten vorn im Oesophagus entspringenden Wimpern stets noch auf dem zugeschärften Vorderrand des letzten Ringes zu stehen. Der Ring endet, nach vorn und innen

zugeschärft (besonders dorsal), auf der Bauch- und Rückenseite in gleicher Höhe.

Den Teil des Oesophaguslumens, der die Wand des Schlundkopfes durchsetzend aus dessen Höhle entspringt, begrenzt also der vorderste Ring. Diese Gegend der Speiseröhre ist stark dorsoventral abgeflacht, dabei wird die dorsale Wand sehr dünn. Dieselbe ist natürlich infolge der eigenartigen Verbindung zwischen Oesophagus und Schlundkopf die viel längere, besonders bei völlig gestreckten Tieren. Den zugehörigen Kernen sind wir zum Teil schon begegnet, sie sind es, die zwischen den hinteren Teilen des zweiten Ringes zu zweit lagen. Hier berühren sich also erster und letzter Ring (Fig. 35 *a*). Außerdem finden sich noch vier Kerne (Ob_2 und $_3$), die durch die Undeutlichkeit ihres Nucleolus auffallen, im ventralen Teile (Fig. 34, 8 *k* rechts); in Fig. 35 sind sie, da zu weit lateral gelegen, nicht beide sichtbar. Die beiden erstgenannten Kerne gleichen im Bau ziemlich denen der beiden andern Ringe, erscheinen vielleicht etwas heller. Das Plasma ist kaum färbbar, abgesehen von den Grenzen. Ob der dorsale und der ventrale Teil sich seitlich zu einem Syncytium, vereinigen konnte ich nicht entscheiden. Zwischen den beiden dorsalen Kernen waren keine Grenzen wahrzunehmen. Der deutliche Cuticularsaum dieses Ringes trägt sicher keine Wimpern, wie derselbe sich denn überhaupt dem Epitheltypus 2 des Pharynx genau anschließt. Die histologische Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus liegt also eigentlich zwischen dem zweiten und dritten Oesophagusring. Der gesamte Cuticularsaum zeigt meist eine geringe Längsfaltung, und sobald die Tiere nicht völlig ausgestreckt sind, eine sehr deutliche Querfaltung. Der Muskel, der den Oesophagus von vorn umgreift, ist beim Schlundkopf, die Längsmuskeln bei den übrigen Eingeweidemuskeln beschrieben.

3. Der Magendarm.

(Fig. 4, 5, Taf. XXI, 6, Taf. XXII.)

Der Anfangsteil des Magendarmes ist wieder ein syncytialer Ring mit in der Regel vier Kernen (Im_{1-2}). Mehr habe ich nie getroffen; wenn ich in seltenen Fällen nur drei nachweisen konnte, mag das teils an der Schwierigkeit gelegen haben, die sich aus der starken Füllung des Darmes ergab, teils auf ein überstandenes Trauma zurückzuführen sein. Die Kerne haben ungefähr 6 μ Durchmesser. Sie enthalten einen sehr großen Nucleolus, und haben eine meist sehr deutliche Membran. Die Innenseite der Zelle ist von einem intensiv färbbaren Cuticularsaum bedeckt, der lange, aber spärliche und äußerst feine

Flimmerhaare trägt und meist in starke Falten gelegt ist, besonders bei leerem Darm, während bei vollem die Innenfläche hier völlig glatt ist. Die Außenfläche zeigt auch eine sich dunkler tingierende Oberfläche. Der Inhalt der relativ dünnen Protoplasmamasse wird zum Teil von ähnlichen Granula gebildet, wie wir sie in den Zellen des nächsten Abschnittes auch finden und die wir, ehe ihre Natur experimentell festgestellt ist, kurzerhand als Digestionsgranula bezeichnen wollen. Immerhin findet sich feinkörnig erscheinendes Plasma hier stärker vertreten als in dem folgenden Abschnitt. Die Gesamtbegrenzung des Ringes caudalwärts wird durch die Zellen des nächsten Abschnittes bedingt. Am weitesten reicht sie in der Seitengegend nach hinten, nämlich bis zur Mündung der beiden großen Drüsen (*Ig*). In normaler Stellung scheinen zwei Kerne ventral und zwei dorsal zu liegen, und zwar ziemlich in den äußersten seitlichen Zipfeln (zwischen den Zellen Ia_1 und Ib_1 die dorsalen, zwischen Id_1 und If_1 die ventralen). Ihre Lage ist jedoch eine sehr wechselnde, so daß manchmal drei dicht beisammen liegen, ja alle vier sich in einem Schnitt zeigen können.

Den Hauptteil des Magendarmes nehmen große drüsige Zellen mit je einem Kern ein, doch finden sich in dieser mittleren Hauptregion auch noch Zellen eines zweiten Typus, die wohl kaum drüsiger Natur sein dürften und denen ich den Namen Belegzellen geben möchte. Die Hauptzellen, 30 an der Zahl, nehmen stets ganz bestimmte Lagen zueinander ein[1]. Wir können unterscheiden eine mediodorsale Reihe von sechs Zellen (Ia_{1-6}, die die große Curvatur einnimmt und von den zu beschreibenden Gruppen die bedeutendste Längsausdehnung hat, die vorderste und hinterste Darmdrüsenzelle enthält. Die vorderste und hinterste ihrer Zellen sind am längsten, die übrigen breiter als lang, alle stoßen mit ausgedehnten Transversalgrenzen zusammen. Gegenüber ventral finden sich zwei Paare großer Zellen (Ie_1 und $_2$) rechts und links neben der Medianebene, doch mit Brechungsfurche, die stets zwischen der linken vorderen und rechten hinteren zustande kommt. Es resultiert daraus eine feine Asymmetrie, wie sie ja so häufig die rein geometrischen Symmetrien in der Natur verhindert, und deren Konstanz wieder sehr beachtlich ist. Der Raum zwischen den genannten Gruppen wird von zwei Viererreihen großer Zellen ausgefüllt (dorsal Ib_{1-4}, ventral Id_{1-4}), zwischen die sich vorn unterhalb der großen Drüse noch jederseits eine Zelle *Ic* einschiebt. Endlich findet sich vor

[1] Die Beschreibung der Zellordnung als sieben Längsreihen von vier bis sechs Zellen ist, wie wir sehen werden, etwas summarisch. Sicher trifft man nicht immer sieben Zellen im Querschnitt.

und hinter den ventralen Zellpaaren noch je eine kleinere Zelle (If_1 und $_2$). Wenn nun der Füllungszustand des Magendarmes mit dessen Gesamtform auch die Form der einzelnen Zellen bestimmt, so ist diese doch im ganzen so konstant, und die Lagebeziehungen der Zellen zueinander sind so feste, daß man dieselben, wenn eingeübt, leicht wieder auffindet in jeder Schnittserie und in jeder Schnittrichtung. Im ganzen ergeben sich die typischen Nachbarschaften aus der Figur, so daß ich darauf verzichte, sie hier ausführlich zu erörtern. Nur auf folgendes weise ich hin. Die zwischen die Seitenreihen eingeschaltete Zelle und die vordersten dieser Reihen selbst (Ib_1, Ic_1, Id_1) erreichen das Lumen des Ausführweges der großen Drüse von hinten, dorsal und ventral, von vorn tritt als Begrenzung das Syncytium heran. Die zweite und dritte Zelle der subdorsalen Längsreihe haben eine beträchtliche Längsausdehnung und entsprechen darin je zwei Zellen der Dorsomedialreihe. Es resultieren so deutliche Zellringe, die gegen die Bauchseite konvergieren[1].

Sowohl die 28 großen als die beiden etwas kleineren medioventralen Zellen sind in der Regel reichlich mit Granula vollgepfropft, wenn auch oft eine mehr als die andre. Das Aussehen derselben habe ich versucht in den Figuren wiederzugeben. Das mag hier genügen. Erst physiologische Experimente dürften in der Lage sein über die Bedeutung dieser Granula Klarheit zu schaffen. Übrigens hat sich Hirschfelder über dieselben des längeren ausgesprochen. Ebenso speziell für *Hydatina* de Beauchamp, 1909, worauf ich hier verweise. Die Meinung von Lenssen, 1897, der diese Bildungen als Sporozoen deutet beansprucht wohl keine Bedeutung mehr. Die innere Oberfläche zeigt einen scharf gefärbten Saum, von dem eine Menge langer zarter Cilien ohne Wurzeln entspringt, die Zellgrenzen sind stets deutlich, wie ich es auch bei fast allen Autoren angegeben finde, oft (z. B. Plate) jedoch ohne Berücksichtigung, daß der vorderste Teil andre Verhältnisse zeigt. Etwas andres ist es, wenn de Beauchamp, der übrigens die syncytiale Bildung des vorderen von ihm zum Oesophagus gestellten Darmabschnittes angibt, auf die außerordentliche Feinheit der Trennungslinien hinweist und darauf, daß sie oft schwer sichtbar sein kann, jedoch mit Recht betont, daß wirkliche Syncytialbildung in diesem Darmabschnitt bei den *Ploimae* nicht beobachtet ist.

Die Kerne sind groß (10—11 μ, Nucleolus 3—4 μ), kugelig und in

[1] Man sieht aus vorstehender Beschreibung, daß de Beauchamps Angaben, die Zellen seien in Längsreihen angeordnet und es zeigten sich auf Querschnitten stets 7 solcher Reihen, ungenau ist, vgl. auch Fig. 8.

der Regel, wie es auch schon frühere Autoren angegeben haben, näher der Basis der Zellen gestellt. Dies ersieht man aus Fig. 36, Taf. XXVI. Dort läßt sich zugleich deutlich erkennen, besonders in den granulafreien Zellen, daß das Plasma basal dichter, dem Lumen zu lockerer ist, dem entspricht auch eine intensivere Färbung der Zellbasis, besonders im Goldpräparat. Die radiale Ausdehnung der Zellen wechselt mit dem Füllungszustand des Darmes. Bei leerem Darm bleibt vom Lumen kaum ein Rest.

Die Belegzellen (*Ih*) sind Elemente, die ich bisher in der Rotiferenliteratur nicht erwähnt finde, die jedoch neuerdings von DE BEAUCHAMP, 1909, S. 287, beschrieben sind. Es handelt sich um eigentümliche Zellen, mit weniger färbbarem Plasma und großen Kernen, mit deutlichem Nucleolus. Die Kerngröße steht nur wenig hinter der der Drüsen oder Hauptzellen zurück. Sie finden sich zu fünf auf der Rückseite des Darmes, und zwar liegen ihre Kerne an ganz bestimmten Stellen: zwei paarig rechts und links, wo sich die ersten Zellen der Mediodorsal- und Subdorsalreihe gegen die zweiten dieser Reihen abgrenzen. Ihr helles Plasma greift dabei tief zwischen die beiden Mediodorsalzellen ein (Sagittalschnitt 36, Taf, XXVI), während sich an der Grenze beider Längsreihen für sie nur eine flache Mulde findet (Querschnitt 8 *z*, 40). Ganz ebenso verhält sich ein zweites Paar an der Grenze der vorletzten und letzten Zellen dieser Reihen. Die fünfte und letzte Zelle endlich keilt sich zwischen die dritte und vierte Zelle der Dorsomedianreihe ein. Je nach dem Kontraktionszustand des Darmes erscheint die Einkeilung natürlich tiefer oder flacher, ein völliges Durchsetzen der Darmwand bis zum Lumen habe ich nie bemerkt. Wenn auch der Hauptteil des Zellkörpers mit dem Kern sich an den genannten Stellen findet, so bedecken die Zellen doch flach ausgebreitet einen großen Teil ihrer Umgebung, wobei das obere Paar (und das untere ebenso) von rechts und links zusammenkommen, mithin hier die medianen Hauptzellen völlig bedecken, eine Zellgrenze an der Berührungsstelle der Zellen beider Seiten sah ich nicht. Die drei successiven Gruppen scheinen sich jedoch nicht zu berühren, so daß an der Grenze der zweiten und dritten und der vierten und fünften Mediodorsalzelle je ein feiner Streif der Hauptzellen frei bliebe. Auch die angrenzenden Subdorsalzellen sind teilweise bedeckt (Fig. 8 *z*, 40). Das Plasma der Zellen läßt die großen Granula der Hauptzellen vermissen. Über ihre Bedeutung vermag ich nichts Bestimmtes zu sagen. Vielleicht gewähren auch hier Experimente Aufklärung. Mit der Bildung der Muskulatur haben diese Zellen nichts zu tun.

Auf diese Region des Magens bezieht sich auch die Bemerkung Ehrenbergs: Zuweilen erscheint der Darm durch innere halbmondförmige Klappen (valvulae), die seitlich kleine Taschen bilden, welche wie Magen dienen, undeutlich traubenartig. Derartige Erscheinungen, wie sie auch von de Beauchamp beobachtet sind, zeigen die Magenzellen dieser Gegend bei starker Kontraktion der Muscularis.

Es kann dann tatsächlich der Schein erweckt werden, daß einzelne Zellen kaum noch mit der Gesamtheit zusammenhängen. Selbst, wenn die Muskulatur nur mäßig kontrahiert ist, oder bei leerem Darm, ist das Lumen sehr eingeschränkt durch die starke radiäre Ausdehnung der Zellen, die dann über 30 μ gegen 15 μ bei gefülltem Magen erreichen kann. Während die innere Oberfläche der Zellen in der Norm eine glatte Kurve ist, wird sie unter Umständen durch den Darminhalt stark deformiert, wie z. B. bei vielen meiner Objekte, die größtenteils Diatomeen gefressen hatten. In einzelnen Fällen scheint die Oberfläche der Zellen direkt verletzt zu werden und verliert ihre Schärfe, in andern ragen Ecken der Diatomeen so tief in die Magenwand, daß sie diese weit gegen die Leibeshöhle vorbuchten, ja anscheinend durchbohren, doch dürfte wohl noch immer eine dünne Haut diese Fremdkörper überziehen. Solche Bilder sah auch de Beauchamp. Sie lassen vielleicht auf das Vorhandensein einer zähen Basalmembran (Herkunft?) schließen, die genannter Autor auch als eine mince membrane anhiste bei *Seison annulatus* feststellen konnte.

Damit kommen wir nun zu einer, den Kern unsrer Untersuchung berührenden Frage. Als ich mich an Hirschfelders Präparaten rasch überzeugen wollte, ob hier bei Rädertieren durchgehende Zellkonstanz zu erwarten sei, wählte ich die wenigen großen Darmzellen als Prüfstein, und zwei durchgezeichnete Serien ergaben so völlig übereinstimmende Bilder, daß ich an der Tatsächlichkeit meiner Annahme nicht mehr zweifelte. Als ich hier aber meine Untersuchung zunächst wieder mit demselben Organ begann, bemerkte ich bald, daß zwar die Mehrzahl der Serien völlige Übereinstimmung des Zellmosaiks ergab, einige aber abwichen (von dreißig etwa acht und auch unter sich teilweise verschieden waren). Als ich der Normalzahl von 30 Haupt- und fünf Belegzellen sicher war, fiel auf, daß nie zuviel Zellen da waren, und so lag es nahe anzunehmen, daß es sich entweder in den Ausnahmen um junge Tiere handele die noch eine oder die andre Zellteilung nicht durchgemacht hatten, oder um die Folgen einer Verletzung. Je mehr mir nun die normale Zellage geläufig wurde, und ich leichter jede Abweichung beurteilen lernte, auch die Muskulatur mir eine Reihe topographischer

Anhaltspunkte bot, desto mehr ergab sich, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle es sich einfach um den Ausfall eines Elementes an normaler Stelle handelte, ein Defekt, der durch Verzerrung einer oder mehrerer andrer Zellen gedeckt werden kann. In manchen Fällen ließ sich der Zellbezirk noch deutlich normal begrenzt und mit Plasmaresten erkennen, der Kern fehlte. Nur einmal habe ich ihn verändert noch in der Nähe der zerstörten Zelle mit Teilen derselben zwischen den Diatomeen entdeckt. Auch das fast stets asymmetrische Auftreten dieser Abweichungen bei den sonst so streng symmetrischen Tieren spricht für traumatische Ursache. Einige unsrer Figuren sind nach solchen Tieren gezeichnet, so fehlt in der Serie Fig. 8 die vorderste Zelle der linken Subventralreihe. Es ist übrigens merkwürdig, wie oft gerade diese oder die Vorderzellen der Subdorsalreihe getroffen sind. Das mag darin seine Erklärung finden, daß der erste Gürtel dicker Zellen stark ins Lumen vorspringt und daher der exponierteste ist. Das erklärt aber zugleich, daß Symmetrie der Verletzung häufiger ist als der Wahrscheinlichkeit bei gleicher Gefährdung aller Zellen entsprechen würde. Ich nehme daher an, daß alle Verschiedenheiten in der cellulären Zusammensetzung dieser Region mit höchstens verschwindenden Ausnahmen traumatischen Ursprungs sind. Ich habe ja später noch viel mehr Därme durchgemustert. Der Prozentsatz ist ungefähr der gleiche geblieben. Daß er so hoch ist, erklärt sich vielleicht aus der Diatomeennahrung, die nach der Literatur nicht die gewöhnliche zu sein scheint. Daß in solchen Fällen kein Darminhalt in die Leibeshöhle gerät, spricht wohl für das Vorhandensein einer Basalmembran.

An den Hauptteil schließt sich wieder ein Syncytium, das (wie mir scheint, nur durch wenige Zellgrenzen unterbrochen) den sich rasch zuschärfenden hinteren Teil des Darmes bildet. Syncytialer Bau dieses Abschnittes wurde auch von Gast bei *Apsilus* beobachtet, de Beauchamp, 1909, S. 288, bezeichnet die Zellgrenzen hier nur als weniger deutlich (*Hydatina*). In der Struktur gleicht diese Gegend durchaus dem Vorderende des Magendarmes, so daß die dort gegebene Beschreibung auch hier paßt. Nur bezüglich der Kerne sind noch einige Bemerkungen zu machen. Es sind deren hier sechs große und acht kleine vorhanden. Die großen Kerne sind ebenso gebaut wie die vorn, auch abgeflacht, auch sie haben oft wechselnde Lage, doch lange nicht in dem Maße wie die vier Kerne vorn. So fand ich stets die symmetrische Verteilung bewahrt. Die Kerne haben unter sich verschiedene Größe. Der größte (Ii_1) liegt rechts und links am weitesten vorn und ventral, die Reihe der subventralen Hauptzellkerne gewissermaßen fortsetzend. Es folgt

der zweitgrößte, dorsal und beträchtlich weiter hinten gelegen (Ii_2), auch dieser Kern findet sich rechts und links. Der letzte ebenfalls paarige (Ii_3) ist wieder mehr lateral zu suchen und schon in der Gegend, wo der Darm dünn wird. Manchmal finden sich zwei dieser Kerne, der erste und zweite, fast zur Berührung genähert, doch habe ich nie gesehen, daß sie aneinander vorbeigerückt und somit die Lagebeziehungen umgekehrt wären. Die acht kleinen Kerne nehmen den stark verjüngten Endabschnitt in Besitz. Zwei ein wenig größere (Ik_1 und $_2$) finden sich mediodorsal. Dicht hinter ihnen folgt dann jederseits eine Gruppe von drei eng aneinander geschlossenen Kernchen (Il_{1-3}). Damit ist dann auch annähernd das Ende des Darmes erreicht, schon in der Höhe dieser Kernchen beginnt die Einmündung des Oviductes. Wo wenig weiter hinten die Blase sich öffnet, wandelt sich der Habitus des Epithels völlig in den der Epidermis. Jener allerletzte Teil der Wand, der jederseits die drei kleinen Kerne trägt, also das zu diesen gehörige Plasma entwickelt keine Wimpern, sicher tut dies aber noch die Gegend der beiden kleinen Mediodorsalkerne.

Die Frage der Zellgrenzen habe ich auf de Beauchamps Angabe hin noch einer Prüfung unterworfen. Ich glaubte ursprünglich, diese ganze Gegend als ein Syncytium ansehen zu dürfen. Manchmal sieht man zwar etwas wie eine Zellgrenze im Flächenbild, aber ich glaubte es auf die Falten und tiefen Einschnitte des Epithels in dieser Gegend zurückführen zu können. Und in der Tat wird das Epithel gerade an den kritischen Stellen oft so dünn, daß sich über Zellgrenzen nichts Bestimmtes sagen läßt. Am bestimmtesten ließ sich eine Grenze vor den drei kleinen Kernpaaren erkennen, dann in guten Medianschnitten vor den beiden mediodorsalen Kernchen, endlich habe ich in einem Querschnittpräparat auch den Eindruck gehabt, daß seitlich von letzteren eine Grenze sich finde, und schließlich meine ich auch eine Linie, die sich manchmal in Medianschnitten zwischen dem Gebiet der beiden ersten und des dritten Kernes fand, so deuten zu dürfen. Im Querschnitt sah ich im Gebiet letzteren Kernes einmal eine wohl zweifellose Zellgrenze. Wenn diese Zellgrenzen, wie sie in Fig. 4 unterbrochen eingetragen sind, richtig ermittelt sind, fallen sie mit den tiefsten Furchen im Epithel ungefähr zusammen. Schon aus der variablen Stellung und Einzelheiten derselben (Annäherung bis zur Berührung bei den Kernen 1—2) kann man schließen, daß der Bereich der Kerne Ii_1 und $_2$ ein ringförmiges Syncytium ist; das gleiche gilt für den letzten Abschnitt. Die viel konstantere Stellung der paarigen dritten und der Mediodorsalkerne spricht dafür, daß ihnen Schranken gesetzt

sind. Eine bestimmte Abgrenzung des letzten Abschnittes wird schon durch seinen differenten histologischen Charakter wahrscheinlich gemacht. Die Auffassung daß es sich bei den drei vorderen großen Kernpaaren um ein vorderes vierkerniges Syncytium und zwei einkernige Zellen handelt, wird noch durch eine weitere Beobachtung gestützt. In diesem Bereiche finden wir nämlich drei dunkel färbbare Körner des gleichen Habitus wie in dem hinteren Oesophagusring und in den Zellen des Trochus und Cingulum, die wir also wohl wieder als Centrosomen ansprechen dürfen. (Sie sind natürlich nur dann sicher nachweisbar, wenn der Darm frei von Granula ist.) Von diesem liegt je ein kleineres jederseits vorm dritten Kern, das dritte, größte dorsal unpaar im Bereiche der Kernpaare 1 und 2.

An den Magendarm fügen sich ja ,wie wir sahen, vorn jederseits an der Grenze des Syncytiums gegen die Hauptzellen je eine Drüse (Ig_1). Wie schon alle früheren Autoren angeben, ist dieselbe ein Syncytium. Stets finde ich eine deutliche Öffnung, die auch PLATE und DE BEAUCHAMP kennen, zwischen den drei Hauptzellen Ib_1, Ic, Id_1, und von dort läßt sich manchmal gut ein kurzes Kanälchen in das Innere der Drüse verfolgen. Am fixierten Präparat kann ich im Plasmabau und Granulainhalt wenig Unterschied gegen die Hauptzellen des Magens nachweisen. Granula (Eiweißgranula DE BEAUCHAMP) finden sich also vom hinteren Ring des Oeosphagus an bis zur Cloake hin im ganzen Darmtrakt einschließlich der pankreatischen Drüsen[1]. In der Regel färben sich die Drüsen stärker als letztere. Ihre Form ist eiförmig, mit dem spitzen Pol vorwärts und rückwärts sehend, aber quer etwas abgeflacht. Sie ziehen sich, wie es ebenfalls schon frühere Autoren auch bei andern Formen sahen, in zwei dünne Zipfelchen aus, mit deren Hinterrand sie sich an den Musculus retractor centralis, mit deren vorderen an einen kleinen Eingeweidemuskel M. cutaneogastricus befestigen. Sonst konnte ich auf ihnen keine Muskelfasern nachweisen. In vielen Fällen schickt die Hauptzelle Ic ein Sustentaculum gegen die Drüse (Fig. 6).

Die Zahl der Kerne beträgt stets sechs (presque toujours au nombre de 6 chez l'Hydatine; DE BEAUCHAMP 1909); ich habe in keinem einzigen Fall einen mehr oder weniger gefunden. Sie sind kaum kleiner

[1] Daß es sich hier um eine besondere vielkernige Verdauungsdrüse handelt, ist bisher nicht bewiesen. Die für die sogenannte Leber der niederen Tiere allgemein geltende Auffassung, könnte auch hier zurecht bestehen. (Vgl. auch JORDAN: Die »Leberfrage«.) Der Name pankreatische Drüse scheint mir nicht zweckmäßig.

als die der Hauptzellen (Durchmesser 8—9 μ) und besitzen einen sehr großen (3—4 μ) Nucleolus. Die nach PLATES Zeichnung in verschiedene Bücher übergegangene Darstellung mit fünf Kernen ist daher verkehrt.

Wenn wir so uns bisher nur an die von der Natur bei *Hydatina* gegebenen Verhältnisse gehalten haben, so bleibt jetzt noch die Frage, wie weit können wir die einzelnen Abschnitte dieses Verdauungstraktes auf die bei andern Formen gemachten Unterscheidungen zwischen Magen, Blasendarm und Enddarm beziehen, die auch LEYDIG auf *Hydatina* anwendet, indem er auf den Schlundkopf den eigentlichen Magen mit durch Fett gelber Wand folgen und diesen in den kurzen hellen Darm übergehen läßt. Die Entscheidungen werden besonders dadurch erschwert, daß genügend genaue Angaben über den Bau der einzelnen Darmabschnitte meist nicht vorliegen. Auch aus DE BEAUCHAMPS zahlreichen Beobachtungen geht Bestimmtes nicht hervor. Dieser Autor zieht bei *Hydatina* unser vorderes Syncytium noch zum Oesophagus und läßt dessen vordere Grenze durch die Vordergrenze der Bewimperung bestimmt sein, rechnet also den vorderen Teil des Oesophagus (der älteren Autoren) zum Mastax. Bei andern Arten kennt er aber auch einen flimmerlosen Oesophagus. Dies Kriterium erlaubt auf diese Art verwendet also keinen Vergleich.

MASIUS Figuren und Beschreibung gestatten uns wohl den Schluß, daß der Magendarm bei *Asplanchna* mit den Hauptzellen nach vorn abschließt, dagegen ist es fraglich, ob der ganze Oesophagus dem entspricht, was wir und wohl alle älteren Autoren ebenso als Oesophagus bezeichnen. Die Beschreibung seiner Speicheldrüsen mit den sechs oder sieben großen Kernen, ihrem Granulainhalt und einem Ausführgang, der, wenn er überhaupt existiert, nur sehr kurz sein kann, gleichen so sehr den großen syncytialen Drüsen, die sich sonst am Magen finden, daß man sie wohl diesen homologisieren muß, wie auch DE BEAUCHAMP tut, zumal letztere sonst bei *Asplanchna* fehlen würden. Nun kommt hinzu, daß der Autor den unteren Teil des Oesophagus deutlich erweitert sein läßt. Der Übergang in den schmalen Teil liegt erst vor den beiden Drüsen, und anderseits beginnt der Magen gleich mit den deutlich gezeichneten Hauptzellen. So möchten wir annehmen, daß der hintere weitere Teil des Oesophagus dem vierkernigen Syncytium entspricht, das bei *Hydatina* den Vorderteil des Magens einnimmt; ein ziemlich weit vorn eingezeichneter Kern zeigt auch ganz den entsprechenden Habitus. Leider hat der Autor keine Zellgrenzen eingetragen, und die Bemerkung, daß der Oesophagus: est formé d'un petit nombre de grandes cellules plates, bietet uns zur definitiven Entscheidung zu wenig.

Das wird ergänzt durch PLATEs Beschreibung von *Asplanchna myrmeleo*, der jenen hinteren Teil als ein deutlich von dem Oesophagus abgesetztes Stück ohne Zellgrenzen zeichnet und auch die sehr große Zartheit der Cilien betont. Er zieht das Stück, wenn auch mit gewissem Vorbehalt, zum Magen. Übrigens zeichnet er auch bei *Hydatina* die Grenze zwischen Syncytium und Hauptzellen deutlich, doch ohne im Text ein Wort davon zu erwähnen, hier spricht er nur von großen platten Zellen mit deutlichen Membranen, was bedingungsweise richtig ist.

Das vordere Syncytium wird unter den neueren Autoren von HLAVA nicht erwähnt, der für *Conochiloides* angibt: Die Wände des Magendarmes sind von großen Zellen gebildet, ihr Plasma ist schwammartig und enthält zahlreiche Vacuolen. Die Fig. 11 zeigt jedoch einen Teil der Wand deutlich dünn nur als Linie gezeichnet, so daß hier die Verhältnisse ähnlich wie bei *Hydatina* liegen dürften. Aus den Angaben und Figuren von GAST und WIERZEJSKI lassen sich für *Apsilus* und *Atrochus* keine Anhaltspunkte für das Vorhandensein des Syncytiums finden, ebensowenig für *Discopus* bei ZELINKA oder für die neuerdings von HIRSCHFELDER untersuchten Formen. Wenn aber ältere Autoren die Hauptzellen des Magens als demselben ansitzende Drüsen beschreiben, so spricht das doch dafür, daß sie außer ihnen etwas von der Magenwand gesehen haben. Treten wir nun der Frage näher, dürfen wir den von uns hier als Oesophagus von *Hydatina* bezeichneten Abschnitt so nennen, also ein Stück, daß sich aus dem oesophage cuticulaire, der bei den Formen mit kurzem Oesophagus nur eine Verlängerung des Mastax sei und dem vorderen Teil des oesophagus non cuticulaire, qui n'est que la partie de l'estomac antérieure aux glandes gastriques, zusammensetzt, so meine ich dies in bezug auf *Hydatina* allein unbedingt bejahen zu sollen. Denn der Teil, den wir als Oesophagus bezeichnen, ist zweifellos anatomisch deutlich vom Magen abgesetzt und dient wohl nur dem Durchtritt der Nahrung, während der hintere Teil von DE BEAUCHAMPS Oesophage non cuticulaire mit den Hauptzellen des Magens einen einheitlichen Sack bildet. Histologische Grenzen setzen wir aber nicht wie es DE BEAUCHAMP will, zum Kriterium anatomischer Abschnitte, bezeichnet man doch auch im Mäusemagen den von Plattenepithel ausgekleideten Abschnitt nicht als Oesophagus.

Daß die vergleichende Betrachtung uns noch im Stich läßt, wurde bereits betont, und so braucht man die Ausdrücke wohl einstweilen am besten im alten Sinne weiter. Darum bleibt natürlich DE BEAU-

CHAMP das Verdienst, darauf hingewiesen zu haben, daß der Oesophagus aus zwei histologisch und vermutlich auch entwicklungsgeschichtlich völlig heterogenen Teilen zusammengesetzt ist.

Mit dem die Hauptzellen hinten abschließenden Syncytium steht es ähnlich. Zwar begegnet man ganz allgemein der Angabe, daß der sogenannte Blasendarm syncytial sei, ebenso der Enddarm, aber es ergibt sich nicht immer mit der nötigen Sicherheit, daß der Übergang von Magen zu Darm, der meist durch eine Einschnürung eventuell mit Ringmuskel markiert ist, mit der Veränderung im histologischen Bau zusammenfällt. Nach HLAVAS anscheinend genauer Zeichnung dürfte dies bei *Conochiloides* nicht der Fall sein. Sie fallen zusammen bei *Triarthra cornuta* nach PLATES Zeichnung (1885, Fig. 5). Auch bei *Hydatina* läßt PLATE den Darm in der Zeichnung sich ziemlich deutlich absetzen. Ich muß jedenfalls das Einzeichnen eines deutlichen Epithels im Darm als schematisiert ansehen, so wie die Abbildung sie zeigt, liegen dort Kerne und Zellgrenzen nie. Wenn sich bei *Hydatina* einmal eine Ringfurche zeigt, was wohl zu beachten ist, so hat sie in der Regel mit der Grenze und der Epithelstruktur nichts zu tun (vgl. auch DE BEAUCHAMP 1909), wie auch der die Furche erzeugende Ringmuskel von der histologischen Grenze durchaus unabhängig ist. Hier zeigen uns nun DE BEAUCHAMPS genaue Angaben und lehrreichen Schemata (1909), daß es Formen gibt, die einen durch deutliche Ringfurche und mit ihr zusammenfallende histologische Grenze vom Magen geschiedenen Darm besitzen. Bei den *Hydatina* näher stehenden Formen fallen beide Markierungen nicht mehr zusammen, so daß nach unsrer Auffassung die histologische Grenze in den Bereich des Darmes fällt, und bei *Hydatina* selbst finden wir endlich so wenig die Sphincterfurche markiert, daß wir sagen: Bei *Hydatina* bilden Magen und Darm nur einen Raum, den wir deswegen als Magendarm bezeichnen. (Brauchen wir später doch hin und wieder die Ausdrücke einzeln, so geschieht dies der Kürze halber und bezeichnet die betreffenden histologischen Abschnitte.)

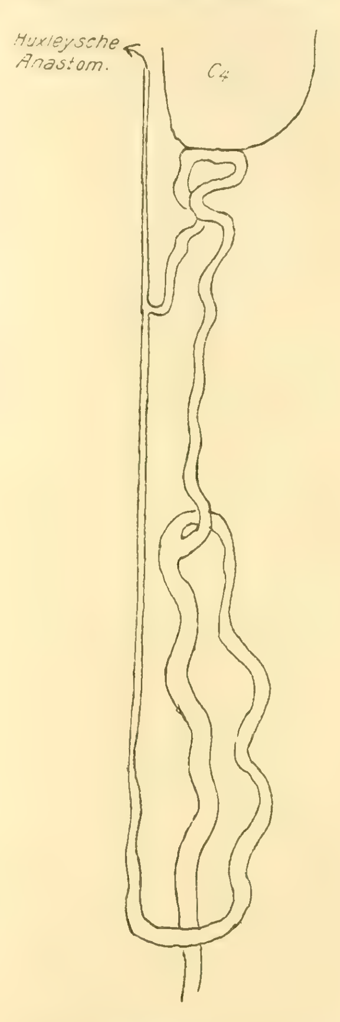
Daß die letzte Strecke des Magendarmes durch die Flimmerlosigkeit wieder einen besonderen Charakter gewinnt, wurde bereits erwähnt.

II. Der Exkretionsapparat.

(Fig. 2*a*, Taf. XX.)

Die allgemeine Darstellung, die PLATE (1885), von dem Excretionsapparat gibt, kann ich nur bestätigen. Die Hauptstämme liegen in der Seitenregion, wo sie bis zur Krone aufsteigen, um sich einwärts gebogen ventral zum Gehirn, dann vor dasselbe tretend (die genaue

Lage zu den Nerven siehe bei diesen) von beiden Seiten zur HUXLEYschen Anastomose vereinigen. Diese ist an der Trochuszelle I_1 jederseits befestigt (nicht am Coronarfeld). Beide Kanäle treten auch caudal in der Gegend der Darmzuspitzung einwärts und münden hier in eine contraktile Blase, die dem Oviduct ventral aufliegt und etwas caudal von dessen Ende in die Cloake sich öffnet. Die Stämme zeigen gleich nach ihrer Entstehung unter dem Cingulum eine Knäuelbildung (die sich direkt der Cingulumzelle C_4 anlegt), eine zweite in der Höhe der Magendrüsen, die größer als die erste ist, und eine Verdickung in der Nähe ihrer Einmündung in die Blase. An jedem der beiden Knäuel finden sich je zwei Wimperflammen. — Dies im allgemeinen.



Textfig. 15.
Grobes Schema der Übergänge zwischen Capillarrohr und Drüsengang.

Was den Bau im einzelnen betrifft, so besteht das Organ aus zwei Bestandteilen, dem eigentlichen Flimmergang und dem Drüsenkanal. Das Verhalten beider zueinander illustriert beistehende Textfig. 15. Wenn PLATE S. 31 schreibt: »BARTSCH SAMU (7) zeichnet zwei nebeneinander laufende Gefäße, eines mit drüsiger Wandung und eines, dem die Zitterorgane ansitzen. Ein derartiges Verhalten habe ich nie beobachten können,« so muß ich sagen, daß BARTSCH durchaus recht hat, wenn ich auch die zitierte Arbeit leider nicht einsehen kann. Es ist um so auffallender, daß PLATE diesen Kanal nicht gesehen hat, da der von ihm beobachtete frontale Bogen eben doch nur von diesem Gefäß gebildet wird. Fig. 42 *c*, Taf. XXVIII zeigt dasselbe nach einem besonders günstigen Schnitt. In dies Gefäß öffnen sich die vier Flimmerzellen, es ist ganz dünnwandig und von durchaus gestrecktem Verlauf, sein Lumen ist überall gleichweit, ebenso also wie die frontale Anastomose und die von den Flimmerlappen

zuführenden Kanäle. Übrigens führt auch Hlava 1906 S. 322 im Gegensatz zu Weber (1897) *Hydatina* unter den Formen auf, bei denen er die Einmündung der Flimmerapparate in einen selbständigen Flimmergang beobachtet hat. Ich bestätige hier also nur Bartschs und seine Resultate. Wenn in seiner Zusammenstellung S. 322 letzter Absatz Hlava aber nur von den *Eumelicertinae* einen zweifachen Übergang des Flimmerrohres in den Hauptstamm angiebt, so muß ich dies Resultat hier erweitern. An zwei Stellen geht nämlich auch bei *Hydatina* der Flimmergang in den dicken Kanal über, indem seine Wand allmählich dicker und drüsig wird und das Lumen sich allmählich erweitert, die eine liegt an dem Hinterende des vorderen Knäuels, wo sie auch Hlava allgemein fand, die andre am mittleren oder Hauptknäuel. An der ersten Stelle bildet diese Abzweigung den Ursprung des Drüsenganges, an der zweiten endet der Flimmergang. Mithin ist das Verhalten des Excretionsapparates im wesentlichen ganz dasselbe wie bei *Asplanchna myrmeleo* nach Plate (1885, S. 76), nur daß bei dieser bisher die frontale Anastomose nicht gefunden ist. Da letztere aber bereits bei sehr verschiedenen Formen nachzuweisen ist, möchte sie viel verbreiteter sein als aus der bisher vorliegenden Literatur mit Sicherheit hervorgeht, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie sich auch bei *Asplanchna myrmeleo* findet, wo ja die Excretionsorgane auch weit nach vorn ziehen und ihr Anfang ja schon von Plate beschrieben ist. Sollte dies vordere Kanälchen ein Rudiment sein? Mir ist es nicht wahrscheinlich.

Den Flimmergang mit seinen Anhängen stellen wir bei der Besprechung des feineren Baues voran.

Seine Wände sind so dünn, daß ich bei meinem Objekt von Struktur nicht mehr viel wahrnehmen konnte, doch deuten jederseits sechs Zellkerne darauf hin, daß er aus sechs Zellen entstanden ist. Alle Kerne (Wc_{1-6} von vorn nach hinten gezählt) liegen dem Hauptkanal an, dessen Wand sonst ein feines granuliertes, dunkel färbbares Plasmahäutchen bildet. In der Nähe der Kerne verdickt sich die Wand, und wir sehen deutlich eine dunkle Innen- und ebensolche Außenschicht, dazwischen eine wenig gefärbte Substanz, die dann in einer excentrischen Verdickung der Wand den Nucleus enthält (Fig. 42*c*). Die Anordnung der Kerne ist die folgende. Ein Paar liegt auf der Bogenstrecke vor dem Gehirn, das zweite vor der Einmündung des ersten Flimmerorganes, das dritte am Ursprung des Drüsenganges, das vierte in der Höhe des zweiten Flimmerorganes. Erstes und zweites Flimmerorgan liegen noch im Bereich des ersten

Knäuels, das erste dicht am Gehirn, das zweite etwas vor dem Pharynx. Das fünfte und sechste Kernpaar liegen endlich in der Höhe des dritten und vierten Flimmerlappens, also im Bereich des Hauptknäuels, oder das eine am Vorder-, das andre am Hinterende der großen Magendrüsen. Die Kerne sind sehr klein oval, ohne deutlichen Nucleolus. Die Flimmertrichter selbst haben keine besonderen Kerne. Wir müssen sie vielmehr als Ausstülpungen der Kanalzellen ansehen, deren Kern sich dicht an ihrer Mündung findet. «Au nombre de quatre dans chaque moitié du corps, ils ne représentent chacun qu'un prolongement de cellules.» Es ist merkwürdig, wie genau diese Worte von MASIUS auf unsre Form passen und wie groß der Gegensatz in den vorliegenden Darstellungen des Excretionssystems von *Asplanchna myrmeleo* und *helvetica* ist. Auch sonst kann ich der Beschreibung des Flimmerorganes selbst, wie sie MASIUS gibt, nur beistimmen. Die dreieckige Flamme erscheint fein längsgestreift in der Seitenansicht. Daß sie aus einzelnen Cilien besteht, glaube ich bestimmt. Im Längsschnitt erscheinen dieselben oft so abweichend voneinander gekrümmt (Fig. 42 *d*), daß ich nicht annehmen möchte, daß diese scharf hervortretenden dunklen Linien nur Ausdruck von Fältelungen einer feinen Membran seien. So fasse ich den Bau der Flimmerlappen in den Taschen genau so auf, wie den der Flimmerlappen im Trochus, wo ja auch die einzelnen Flimmern eine gewisse Selbständigkeit besitzen, das bestätigt auch der Querschnitt Fig. 42 *c*, an dem man deutlich die einzelnen Cilien erkennen kann. An der Basis erscheint eine deutliche dunkel färbbare Linie, gebildet von den Basalkörnern der Cilien (Fig. 42 *c*). Das Protoplasmapolster, von dem die Cilien entspringen und das die dreieckige Tasche an der Basis verschließt, in der die Cilien stecken, färbt sich recht intensiv. In ihm erkennen wir deutlich die Flimmerwurzeln. An der Spitze geht diese Tasche in ein Kanälchen über, das sich sofort in den Hauptstamm öffnet. Die Bilder, die das ganze Gebilde in der Seitenansicht gibt, sind sehr zierlich (Fig. 42 *c*). Schief geschnitten sind sie oft sehr schwer kenntlich und könnten zu Verwechslungen mit Muskelfasern usw. Anlaß geben, während sie natürlich im reinen Längsschnitt wieder leicht kenntlich sind. Nochmals betonen muß ich, daß die Gebilde nie einen Kern selbst tragen, wie auch fast die ganze Literatur richtig angibt. Die unmittelbar benachbarte Stellung aber, die stets ein Kern zur Mündung einer Wimpertasche einnimmt, macht die celluläre Deutung des Organes leicht und es erübrigt daher wohl des weiteren, in dem basalen Plasma der Tasche nach dem Kern zu suchen.

Ich kann denn auch nicht billigen, wenn Hlava sagt, das freie Ende der Taschen sei durch eine haubenförmige Zelle verschlossen.

So zeigen also vier Kerne von den sechs des Gefäßes eine besondere Funktion in ihrer Beziehung zu den Flimmertaschen. Der dritte scheint eine solche zu haben durch seine Beziehung zum Übergang in den drüsigen Teil. Nur der vorderste Kern ist ein reiner Wandkern des Hauptkanals. Nun ist es interessant, daß sich bei *Lacinularia socialis* und andern auch in der frontalen Anastomose zwei Flimmerorgane finden, die also vielleicht diesen Kernen zuzurechnen wären. Daraus scheint sich zu ergeben, daß die sechs Kerne jeder Seite nicht als prinzipiell verschieden anzusehen sind, sondern als homodyname Gebilde sich darstellen, nur daß eben der erste und dritte ihre Funktion als Flimmerlappenbildner sekundär verloren haben.

Treibwimpern habe ich im Flimmergang nicht beobachtet, und da dies Hlava ebenso gegangen zu sein scheint, so glaube ich, daß auch keine vorhanden sind, wenn auch bei der großen Feinheit der Röhren es sehr schwer ist, ein Übersehen auszuschließen.

Eine bindegewebige Verbindung beider Gänge wie bei *Megalotrocha* scheint bei *Hydatina* auch Hlava nicht gefunden zu haben. Ich habe dergleichen hier ebenfalls nicht entdecken können, weder am lebenden, noch an dem mit Osmium nach Hlavas Methode fixierten, noch an meinen sonstigen Präparaten. Dagegen geht von der frontalen Schlinge jederseits von der Stelle, wo dort der Kern liegt, ein kurzer Plasmafortsatz vorwärts und befestigt diese Schlinge an den mittleren Plasmabeuteln der Trochuszelle T_1. Ob der Gang auch am Gehirn Befestigung gewinnt oder ihm nur dicht anliegt, konnte ich nicht feststellen.

Das Drüsengefäß mit der Blase besteht nun ebenfalls aus einer beschränkten Anzahl Zellen, an denen aber Grenzen nicht zu erkennen sind. Ihre großen Kerne (Wd_{1-6}) mit deutlichem Nucleolus sind daher schon längst bemerkt und daraus auch schon der Schluß auf die geringe Zellzahl gezogen. Im ganzen gehören diesem Teil des Apparates jederseits sechs Kerne an. Der erste liegt im vorderen Knäuel, der zweite und dritte in dem mittleren, der vierte in der folgenden geraden Strecke, der fünfte in der nun folgenden Verdickung und der sechste in der Blase selbst. Die Wand des Kanals, der ungefähr den doppelten Durchmesser hat wie das Flimmerkanälchen, erscheint in den fixierten Präparaten grob granuliert und locker, in den Knäueln oft so locker, daß man im Zweifel sein kann, ob man

es mit einer Vacuole oder einem Gefäßschnitt zu tun hat. Tatsächlich habe ich mich überzeugt, daß an fixierten Präparaten reichlich Vacuolen auftreten können. Sah ich das schon an meinen älteren Präparaten, so trat es an Tieren, die bis zur Narkose cocainisiert und dann mit Osmium fixiert und sofort untersucht wurden, mit aller Klarheit hervor.

Sehr interessant war auch ein Bild, das ich einmal erhielt, als ich ein Tier unterm Deckglas in ziemlich starker Säurefuchsinlösung hielt. Während der übrige Tierkörper keine nennenswerte Fuchsinfärbung annahm, erschien der Farbstoff in Vacuolen der Speicheldrüsen und im Drüsengang des Excretionsgefäßes und zwar hier sowohl im Lumen, als auch in Vacuolen der Wand. Wenn mir nun auch kaum zweifelhaft ist, daß dies Tier bereits in seiner Lebenskraft geschädigt war (die Wimperflammen schlugen aber noch ebenso wie die Cilien der Krone, auch hatte die Muskeltätigkeit noch nicht aufgehört), so glaube ich doch schließen zu dürfen, daß für diesen Farbstoff auch in der Norm die Wand des Drüsenpaares in erster Linie die Ausscheidung besorgt. Daß eine Strecke dieses Ganges ganz in Vacuolen aufgelöst war, sei nur nebenbei erwähnt. Im übrigen fand ich an gesunden Tieren die Drüsengänge recht gleichförmig. Die Knäuel bilden nur die Lumina, und Hlavas Auffassung des Knäuels als einer in Windungen durchbohrten Zelle ist descriptiv entschieden berechtigt, ob entwicklungsgeschichtlich, muß die Zukunft zeigen. Die Tatsache, daß die Wand der kontraktilen Blase genau denselben Bau wie die der Gefäße hat, daß in ihr das Lumen noch Windungen macht, und daß die zugehörigen Kerne genau den Bau der übrigen Nuclei der Drüsengänge haben, läßt wohl die alte Ansicht, daß die kontraktile Blase ein Teil des Excretionsapparates ist, über allen Zweifel erhaben erscheinen, und die andre Tatsache, daß die Blase, abgesehen von ihrer Mündung, nur zwei symmetrisch gelegene Kerne enthält und in ihr die Kanäle genau symmetrisch verlaufen, scheint mir für Plates Meinung entscheidend, daß sie morphologisch aus der Verschmelzung der Endabschnitte der Drüsengänge zu erklären ist. Ja ich glaube, man kann ganz bestimmt sagen, sie ist eine Verschmelzung der beiden letzten Zellen der Kanäle.

Die Blase öffnet sich durch eine kurze Uretra in die Cloake. Diese Harnröhre zeigt durchaus nicht mehr den drüsigen Bau, vielmehr werden die Zellen hier denen des letzten Darmabschnittes ähnlich. Jederseits vom Lumen liegt ein Kernchen, das durchaus von denen des Excretionsapparates verschieden ist. Das Plasma färbt sich matt und macht einen sehr homogenen Eindruck. Ob einzelne feine, lebhafter

gefärbte Linien als Muskelfibrillen gedeutet werden dürfen, ist mir unwahrscheinlich. Der Verlauf dieser Linien ist ein überwiegend circulärer. (Die Muskulatur siehe unten.)

Nach längerem Studium ist mir der Windungsverlauf im drüsigen Anteil doch in seinen großen Zügen wenigstens klar geworden. An guten Schnittserien ist eine Rekonstruktion desselben für den ganzen Kanal nicht schwer, ja selbst für den vorderen Knäuel mir bald gelungen. Nur für den mittleren größten wollte dies lange nicht gelingen, finden sich doch hier auch am häufigsten Vacuolen, die die Übersicht sehr stören. An frischen, etwas komprimierten Hungertieren und an nach Hlava osmierten ist es mir endlich doch geglückt und an einigen besonders günstigen Goldpräparaten, d. h. solchen, in denen das Lumen deutlich sich abhob und kaum Vacuolen störten, konnte ich die Resultate bestätigen. Danach verhält sich die Sache folgendermaßen.

Am Hinterende des vorderen Knäuels angekommen, gibt der Flimmergang einen Ast annähernd senkrecht ab, der unter allmählicher Erweiterung des Lumens sich nach vorn wendet und in einigen Biegungen die Cingulumzelle C_4 erreicht. Dabei hat sich die Wand rasch verdickt und ist körnig geworden, hat also den Bau des Drüsenganges angenommen. An der Zelle C_4 befestigt sich nun die vorderste Drüsengangzelle, und am Grunde von C_4 verläuft der Gang eine Strecke vom Rücken abwärts und zieht mit einigen Biegungen nach hinten, wo er aus dem vorderen Knäuel austretend den geraden Teil durchsetzt und an den mittleren Knäuel herantritt. Der Flimmergang liegt dorsal von ihm.

Wo der Drüsengang den mittleren Knäuel erreicht, mündet er ungefähr rechtwinklig (Fig. 2 *a*) in einen gleichen bogenförmigen Gang, der eben diesen Knäuel bildet. Im Prinzip verhält sich derselbe genau wie der des vorderen. Allerdings ist hier die Quelle nicht eine Abzweigung des Flimmerganges, sondern dieser selbst, der etwa von der halben Länge des Knäuels langsam in ähnlicher Weise wie oben der Seitenast den drüsigen Charakter annahm. Am Hinterende des Knäuels angekommen, in dem er einen meist dorsalen absteigenden Schenkel darstellt, biegt er kurz um auf die Ventralseite des Knäuels, um in einen aufsteigenden Schenkel überzugehen, den mittleren großen absteigenden Gang überkreuzend (dabei liegt er außen). Der aufsteigende Schenkel macht am Vorderende des Knäuels wieder einen kurzen Bogen, eben jenen, der den von vorn kommenden Gang aufnimmt, und geht nun in den viel stärkeren mittleren absteigenden Gang über, dessen caudale Kreuzung wir schon beschrieben. Dieser behält die Richtung

bei, wo er aus dem Knäuel austritt, und geht so direkt in den hinteren geraden Teil über.

Zu der beschriebenen Hauptschlinge, die sich bei wenig gestreckten Tieren in die Breite legt, kommen noch viele kleinere Biegungen, die am aufsteigenden Schenkel bei weitem am stärksten sind, aber entsprechend der großen Abhängigkeit, die gerade dieser Teil des Systems von den Bewegungen des Tieres zeigt, im einzelnen nicht auf ihre Konstanz geprüft werden konnten.

Die Gegend des fünften Kernes zeigt dann wieder stärkere Windungen, doch kann man kaum von einem dritten Knäuel sprechen. Da diese Strecke der Länge nach am M. retractor dorsalis befestigt ist, ist ihr Verhalten weniger Veränderungen ausgesetzt und läßt sich daher leicht studieren. Von ventral tritt der Gang in die verdickte Partie und macht nun zunächst eine dorsal convexe Schlinge, geht dann in einen ventral convexen Bogen über, steigt also nochmals dorsalwärts, um mit einem letzten Bogen wieder die ventrale Richtung zu gewinnen und in dieser den Muskel zu verlassen und zur Blase herabzuziehen, in die er hinten nahe dem Halse eintritt. Der Kern liegt wohl in den meisten Fällen in der ventralen, manchmal auch in der vorderen dorsalen Schlinge. Bei starker Streckung sind die Biegungen fast verstrichen.

In der Blasenwand sind die Gänge wieder völlig konstant. Zunächst erfolgt Abstieg weiter nach hinten und unten, dann Biegung nach vorn und Aufstieg gegen den Rücken quer über die Blase. So liegt also eine große ventral convexe Schlinge jederseits auf dem Fundus vesicae. Sie geht in eine dorsal-convexe über. Letztere umgreift den Kern und ergießt sich in der Nähe des Blasenscheitels in die Blase, die also aus den letzten wieder nach hinten laufenden Strecken des Drüsenganges in den letzten beiden Zellen entstanden wäre.

Diese Konstanz der kleineren Windungen an Stellen, wo die Bewegungen sie wenig modifizieren läßt eine gewisse Gesetzmäßigkeit auch für die mehr Veränderungen unterworfenen Regionen nicht unwahrscheinlich erscheinen, wenn auch der Beweis hier technisch zu schwierig war.

III. Der Genitalapparat.

Gemäß der älteren Literatur, die ich hier nur bestätigen kann, fallen an den weiblichen Geschlechtsorganen von *Hydatina* zwei Teile sehr in die Augen: der vorn gelegene Dotterstock, eine quergestellte eiförmige, oft bohnenförmig um die Vorderseite des Darmes gelagerte sehr dunkel sich färbende Masse und der annähernd kegelförmige,

hinten zwischen Darm und Blase mehr vierseitig pyramidenförmige, am Hinterende abgestumpfte Ausführweg (Scheide oder Uterus), der ein dünner häutiger Sack und daher völlig durchsichtig und hell ist. Dem Dottersack liegt vorn das Ovar an, so dicht, daß man genau zusehen muß, um seine Zellen zu erkennen, die jüngsten Zellen finden wir links, die größten rechts. Dotterstock und Ovar sind von einer Membran umhüllt, die nichts weiter sein dürfte, als eine Fortsetzung des membranösen Ausführweges.

Da für diese Organsysteme eine gewisse Gesetzmäßigkeit schon lange bekannt war, habe ich mich begnügt, dieselbe für die Elemente des Keimdotterstockes zu bestätigen. Neu dazu kommen die Angaben über das Epithel des Ausführweges. Sehr interessant wäre es natürlich, zu wissen, ob auch in den eigentlichen Geschlechtszellen eine Konstanzerscheinung bemerkbar wird, was ja immerhin denkbar wäre. Ob man die Angabe von LENSSEN, daß das noch kleine Ovar aus einer Plasmamasse und vier sehr großen Kernen, den Mutterzellen der Eier besteht, in diesem Sinne verwerten darf, ist mir nach seiner Darstellung nicht ganz sicher. Da dies aber eine entwicklungsgeschichtliche Studie wäre, die eingehend kontrollierte Züchtungen voraussetzt, habe ich die Untersuchung darüber einstweilen zurückgestellt.

In Fig. 36 haben wir einen Medianschnitt durch das Organ. Unten sehen wir den membranösen Sack, oben den Dotterstock (*Gb*), in dem ein sehr großer Kern liegt, darauf das Ovar (*Ga*) und dieses umhüllend ein grobblasiges Syncytium (*Gc*).

Sehen wir vom Ovar ab, so mag zunächst das letztgenannte Syncytium besprochen werden. Es besteht aus einem hellen körnigen Plasma, das sehr große Vacuolen einschließt (Fig. 36, Taf. XXVI) und, wie schon die früheren Autoren wußten, acht große Kerne, «noyaux intercalaires» von LENSSEN, mit deutlichen Nucleolus enthält, deren Lage im einzelnen jedoch nicht konstant ist. Auch in Fig. 41 kann man mehrere dieser Zellen erkennen, die auch hier das Ovarium bedecken.

Der Dotterstock hat ebenfalls acht große, riesenhafte Kerne mit mächtigem Nucleolus. Letzterer enthält stets, zum mindesten im fixierten Zustand, zahlreiche Vacuolen verschiedener Größe (Fig. 36). Niemals habe ich die Nucleolen, wie wohl bei älteren Autoren zu lesen, frei im Plasma des Dotterstockes gefunden, sie liegen vielmehr in großen Kernen, deren Membran allerdings manchmal so schwer sichtbar ist wie in Fig. 36 (daß sie auch sehr deutlich sein kann zeigt Fig. 41 nach einem Haematoxylinpräparat), aber deren oft unregelmäßig ovaler Umriß sich doch stets erkennen läßt. Das Syncytium ist besonders

am Ventral- und Hinterrand von einem dichten Plasma gebildet, das manchmal (wohl je nach dem Funktionszustand) feinkörnig, manchmal reich mit groben Granula durchsetzt ist. In der Mitte des Dotterstockes erscheint das Gefüge lockerer.

Die Beziehungen von Dotterstock und Eiern zitiere ich am besten nach PLATE: »Charakteristisch für die Rotatorien ist die Art und Weise, in der das junge, eben losgelöste oder noch mit den übrigen Keimzellen zusammenhängende Ei, das zur Reife nötige Deutoplasma dem Dotterstock entzieht. Es findet keine Ruptur der Membran des Dotterabschnittes statt, sondern der letztere schmiegt sich eng an das Ei an und läßt durch Diffusion den Dotter übertreten. Das Ei übt dabei in unverkennbarer Weise eine anziehende Kraft auf die Dotterteilchen aus, was zur Folge hat, daß dieselben sich vornehmlich in der Nähe des Eies ansammeln« (unsre Fig. 41 zeigt die Anhäufung der Granula dort) »und dieser Partie des Dotterstockes ein besonders trübkörniges dunkles Aussehen verleihen . . .«

»Unter dem Einfluß des Dotterstockes nimmt das Ei rasch an Größe und trübkörnigem Aussehen zu, wodurch das anfangs sehr deutliche Keimbläschen den Blicken des Beobachters allmählich entzogen wird, bis das Ei völlig herangereift ist und in den Uterus gelangt.«

Im Uterus verbleibt das Ei nur kurze Zeit.

Die kräftige Membran, die den Uterus repräsentiert, und die, wie wir schon erwähnten, auch den Keimdotterstock mit umhüllt hat nur eine sehr geringe Anzahl von Bildungszellen, nämlich drei (Wd_{1-3}). Die eine ist unpaar und liegt der Dorsalseite des Uterus an (Fig. 4), die andern beiden stehen rechts und links annähernd symmetrisch. Stets ist es der hintere verjüngte Teil des Uterus, dem die drei Kerne angehören, besonders der unpaare zeigt jedoch eine gewisse Veränderlichkeit der Stellung. In manchem Exemplar wird er dicht am Blasenhals gefunden, während er anderseits bis zur Hälfte der Uteruslänge nach vorn gerückt sein kann. Übrigens steht er häufig nicht streng medial. Alle drei Kerne sind gleich groß und abgeflacht. In der kreisförmigen Flächenansicht haben sie ungefähr die Dimensionen der «noyaux intercalaires» des Keimdotterstockes, nur ist ihr Nucleolus etwas kleiner, im Querschnitt sind sie breit oval. Sie liegen der Membran außen auf mit recht wenig Plasma. Die Einmündung des Uterus in die Cloake ist an den Präparaten nicht leicht auszumachen.

Auf dem Scheitel des Keimdotterstockes sitzen manchmal zu ein oder mehreren kleine Körper auf, in denen oft, aber nicht immer, ein Kern sicher nachweisbar ist, und von denen feine Fäden ausgehen.

D. Die Muskulatur.

Zwei große Gruppen von Muskeln lassen sich unterscheiden. Die Eingeweidemuskulatur und die der Leibeswand. Unter ersterer nimmt die Muskulatur des Pharynx eine besondere Stellung ein und ist bei dieser beschrieben, der Rest mag hier eine gemeinschaftliche Darstellung finden.

I. Die Eingeweidemuskulatur.

(Fig. 4, 5, Taf. XXI; 6, Taf. XXII.)

Die ältere Literatur ergibt wenig hierher gehörige Mitteilungen. Ehrenberg scheint sie gesehen zu haben, hat sie aber als Gefäße gedeutet. Andre Autoren beobachteten die Kontraktilität der Blase und des Magendarmes und erschlossen daraus eine Muscularis. Immerhin ist die Muscularis der Blase schon von manchem Autor erwähnt, ebenso ist die des Enddarmes häufiger gesehen, und die vier Längsmuskeln des Oesophagus finden wir bei Masius und andern angegeben. Wenn über die Muskulatur des eigentlichen Magens Hlava sagt: »Eine Muskelschicht auf dem Magendarm, welche O. Schmidt allgemein annimmt, war bisher nur für den Blasendarm bei *Apsilus vorax* von Gast und *Atrochus* von Wierzejski angeführt. Bei den übrigen Rädertieren ist schon das lebhafte Strudeln zur Bewegung der Nahrung hinreichend«, so übersieht er bei Plate: »Die Magenwand ist contractil. Sie vermag sich auszudehnen und sich zusammenzuziehen, wodurch die einzelnen Zellen besonders stark nach außen vorspringen und dem Magen ein traubiges Aussehen geben. Die Muskeln (*mu*) bilden zarte, netzförmig miteinander anastomisierende Fäden, die, wenn ich mich nicht sehr irre, äußerlich den Magenzellen anliegen und diese passiv zusammenpressen« (S. 76, für *Asplanchna*). Hlava selbst erwähnt für den ganzen Magendarmkanal keine Muskulatur, nur, daß bei einigen Arten (*Discopus*, *Callidina*) sich zwischen dem Magen- und Blasendarm ein Sphincter befindet. de Beauchamp hat die Muskulatur am ganzen Magendarm erst vor kurzem auch bei *Hydatina* gefunden. Entsprechend finden wir in den üblichen Lehrbüchern nichts Sicheres über diesen Punkt, sowenig in der Cambridge Natural History, wie bei Délage-Herouard, oder Claus-Grobben, die sonst schöne Darstellungen des Rädertierorganismus geben.

Bei *Hydatina* (bezüglich der Fasern stimme ich mit de Beauchamp, 1909, S. 291, überein) liegen die Verhältnisse nun genau so wie bei *Asplanchna* nach Plate, und ich gehe daher gleich zur Beschreibung

des Details über. Da stelle ich einen starken Ringmuskel voran, den Sphincter pylori, der über die Darmzellen Ie_2, Id_3, Ie_3 verläuft, um sich an der Rückseite an der Grenze zwischen Ia_4 und $_5$ zu schließen; seine Kerne liegen rechts und links caudal von der Faser an der Grenze der Subdorsal- und Subventralreihe. Dies Verhalten ist durchaus typisch. Caudal von diesem Ringmuskel hat die Muskulatur ganz das Gepräge von Längs- und Ringfasern, was vorwärts weniger stark hervortritt. Den Muskel selbst finde ich durch Mangel der Querstreifung ausgezeichnet. Er wurde auch schon von DE BEAUCHAMP beobachtet.

Gehen wir zunächst auf den vorderen Abschnitt ein, so finden wir die bekannten vier an den vier Ecken des Oesophagus herabsteigenden Fasern (in der Ansicht von oben, Fig. 5). Am einfachsten verhalten sich die hinteren, die über den Syncytialteil nach rückwärts ziehen und dann, annähernd den Grenzen der Mediodorsalreihe folgend, abwärts ziehen, um hinter genanntem Sphincter in die hinteren Längsstränge überzugehen, bei denen wir sie wiedertreffen werden. (Sie sind auch von DE BEAUCHAMP bei *Euchlanis dilatata* gesehen.) Sie biegen sich hier immer mehr zusammen, eine hinter der letzten Mediodorsalzelle gelegene kleine Zelle Mv_{11} muß man ihnen wohl zurechnen, dann verlassen sie den Darm, um dicht nebeneinander stark längsgerichtet zur Körperwand zu verlaufen, die sie in Höhe des letzten großen Darmkernes erreichen, wo sie dann dicht beieinander an der Cuticula sich inserieren (Fig. 4).

Die ventralen Längsfasern des Oesophagus treten bauch- und seitwärts über das Syncytium herab und spalten sich, wo sie die Hauptzellen (Zelle Id_1) treffen, in zwei Fasern, von denen die einen bauchwärts, die andern seitwärts sich wenden (Fig. 5). Letztere biegt sich über die Zelle Id_1 und erreicht so Id_2 dicht unter deren oberen Grenze, der parallel sie in also fast querem Verlauf bis dicht an die Grenze der Subdorsal- und Ventralreihe zieht, um annähernd dieser folgend als reine Längsfaser den Hauptsphincter zu kreuzen und absteigend in den lateralen Längszug des Darmes überzugehen. Welche Zellen wir ihr hauptsächlich zurechnen sollen, ist schwer zu sagen. Von vier Zellen, die um die Basis des Oesophagus liegen, scheinen die beiden mehr ventralen Mv_2 stets nahe Beziehungen zu dieser Faser zu haben, ebenso hinten auf dem Darm die letzte der lateral gelegenen Zellen Mv_{10} (Fig. 4).

Die bauchwärts verlaufenden Schwesterfasern folgen den Grenzen der Zelle Id_1 bauch- und schwanzwärts, dann denen der Zelle Ie_1 medianwärts, um an deren Hinterende sich zu vereinigen, gleich aber

wieder sich zu trennen. Vorher treten sie unter einer kleinen Zelle durch (die wir gleich erwähnen wollen), ohne zu ihr je nähere Beziehungen zu zeigen. Sie verlaufen also als zwei gesonderte Fasern nach hinten bis an den großen Sphincter, sich ihm verbindend. Von letzterem geht eine Faser, der Grenze zwischen den Zellen Ie_2 folgend, meist als direkte Verlängerung der linken der beiden Fasern (eine Folge der durch die oben beschriebene Brechungsfurche entstandene Asymmetrie) bis zur zweiten Ringfaser herab. An der Stelle, wo unsere Faser die Zelle Id_1 verläßt, trennt sich von ihr ein Zweig und verläuft lateral schräg über Id_1 und $_2$ bis an den Hauptsphincter, von wo er eine dem Ventralrande der Sublateralreihe folgende Längsfaser wird, die sich etwa auf der Mitte des hinteren Syncytiums der lateralen Längsfaser anschließt.

Außer den genannten Fasersystemen sind noch für die obere Hälfte des Magendarmes zwei zu nennen. Die Zelle des einen erwähnten wir schon bei der ventromedialen Faser, die unter ihr hindurchtritt. Sie verläuft als ventraler Halbring über die Zellen Ie_1 und Id_2 jederseits und inseriert an letzterer etwas dorsal der Mitte. Sehr aufgefallen ist mir, daß ich an dieser Zelle nie die Verbindung mit einer andern Faser wahrnahm. Dies System ist also unpaar.

Ein weiteres Fasersystem entspringt ventral von der Leibeswand (Fig. 1 Ml_2, 8) und dient somit der Befestigung der Eingeweide an dieser. Wir erwähnten es schon, als wir sagten, daß sich ihr der Protoplasmafaden der Darmdrüse anschließe (S. 525). Sein Kern und Protoplasmakörper liegen noch an dem die Leibeshöhle durchsetzenden Teil der Faser.

Dieselbe tritt nun an der ventralen und hinteren Seite der Magendrüse herab und erreicht die Zelle, an der sie sich teilt; der untere Ast verläuft nach hinten und dorsal, um bald nach seinem Übertritt auf die Zelle sich aufzufasern. Die einzelnen Fasern können einen verschiedenen Verlauf nehmen. Davon gleich unten. Der vordere Ast der Faser, in der Regel ebenso stark, biegt sich zwischen Magen und Drüse aufwärts. Durch das erwähnte Sustentaculum, das die Drüse von der Zelle Ie erhält, erscheint sie oft völlig in Drüsensubstanz eingebettet. Ungefähr an der Grenze zwischen Ie und Ib_1 angekommen, teilt sie sich, und es zieht eine Faser aufwärts und vorwärts, sich mit einer von vorn herkommenden Faser verbindend, deren weiterem Verlauf nach hinten sich der andre Ast anschließt. So entsteht eine Art Dreieck, dessen drei Seiten im Grunde in diesem Falle alle gleichwertig sind. Solche Dreiecke finden wir sehr häufig. Es ist die Art, wie vielfach Faser-

verbindungen in diesem Geflecht zustande kommen, nur daß natürlich oft die die einzelnen Seiten bildenden Fasern verschieden stark sein können. Unser Dreieck ist ein besonders schön typisches und stets leicht zu finden. Die vordere der aus diesem Dreieck entstehenden Fasern läßt sich nun über Ib_1 hinweg auf das Syncytium verfolgen. Hier kreuzt sie rechtwinklig die hintere Längsfaser und geht in eine Zelle über, die dem Syncytium rechts und links dorsal vom Oesophagus aufgelagert ist Mv_1. Ein die Richtung der beschriebenen Faser fortsetzendes Fäserchen verbindet die beiden Zellen (Fig. 5), ein zweites geht von jeder derselben an die Stelle, wo die hintere Längsfaser den Oesophagus verläßt, und verbindet sich in der Regel mit einer lateralen Abzweigung die diese Faser kreuzt, der mehr ventral gelegenen oben bereits erwähnten Muskelzelle Mv_2. Der mehr rückwärts ziehende Hauptast des Systems verläuft auf der Zelle Ib_2.

Während diese Verhältnisse im vorderen Teil des Magens durchaus konstant sind, und sich überall nachweisen lassen, wo nicht nach Art des Präparates eine Nachweisbarkeit so feiner Fäden überhaupt nicht zu erwarten war, fand ich noch eine Reihe von Fasern, deren Konstanz nachzuweisen ich viel Mühe verwandte, die ich aber selbst in gut gelungenen Präparaten so variabel fand, daß ich schließlich eine Deutung nach dem Konstanzprinzip aufgab und daher darauf verzichte, sie alle zu beschreiben, wenn ich auch einzelne noch erwähnen werde. Dabei handelt es sich jedoch nur um Endfasern der bisher beschriebenen, stets konstanten Hauptfasern oder um Verbindungen zwischen denselben. So findet man in der Regel von der letztbeschriebenen dorsalen vorderen Muskelzelle abgehend eine Faser, die median- und rückwärts auf der Zelle Ia_1 sich entgegenlaufen und ohne sich zu erreichen oft dreifach geteilt an der Zelle Ia_1 ,d. h. eigentlich deren Deckzellen, inseriert. Eine in der Regel auftretende Anastomose verbindet die beiden vorderen Längsmuskeln über das Syncytium (Fig. 5). Ebenso findet sich häufig eine Verbindung der seitlichen Längsfaser, meist von ihrem Knie an der Grenze Ib_2, Id_2 ausgehend, mit der benachbarten vorderen. Betrachtet man endlich einen gut gefärbten Darm von hinten, so sieht man von Strecke zu Strecke kleine Fasern senkrecht von der dorsalen Längsfaser medianwärts verlaufen und meist rasch sich inserieren, wobei oft noch eine Teilung voraufgeht. Manchmal schienen sie mir Abzweigungen der Längsfaser selbst zu sein, in den meisten Fällen aber sind es deutliche Endäste des großen von der ventralen Körperwand entspringenden Systemes, die allerdings mit der Längsfaser Fibrillen austauschen können. In unserm Bilde liegt es

so, daß der vordere Hauptast des Systems über die Zellen Ib_1 und $_2$ schräg rückwärts und nach hinten verläuft, um die Längsfaser kreuzend an der Grenze $Io_2/_3$ senkrecht gegen die Medianebene zu verlaufen, und ehe er sie erreicht, kurz geteilt zu endigen. Von dem hinteren Ast dagegen zieht eine Faser vorwärts und dorsal, um, die letztbeschriebene kreuzend (einen Faseraustausch konnte ich hier nicht sehen), gegen die von Ih_1 bedeckte $Ia_1/_2$-Grenze zu verlaufen und hier auf dem Rücken zu enden. In andern Fällen z. B. schon auf der andern Seite unsres Objektes gehört die vordere Endfaser dem vorderen, die hintere dem hinteren Ast des in Frage kommenden Systemes an. In einem Fall sah ich den oberen Endast der einen mit dem unteren Endast der andern Seite sich quer über den Rücken verbinden. Da in diesem Falle die Ursprünge der Endfasern auch verschieden waren, verband sich auf diese Weise auch der obere Hauptast des Systemes mit dem unteren der andern Seite. Auch an der Grenze $Ia_3/_4$ findet sich häufig von jeder Seite ein Endast, dessen Herkunft auch verschieden ist. Das sind wenigstens die wichtigsten der variabel erscheinenden Fasern. Immerhin muß man bedenken, daß durch die verschiedenen Kontraktionszustände die Bilder sehr verschieden werden können. Es sind auch die Fasern oft so eng in die Furche zwischen zwei Zellen gepreßt, daß sie optisch nicht sicher von der ebenfalls scharf gefärbten Zellgrenze zu trennen sind. So halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß sich in diesen Endigungen und Verbindungen doch mehr Konstanz findet, als ich nachweisen konnte.

Bemerkenswert ist noch, daß abgesehen von der kleinen Faser, die den ventralen Halbring bildet, alle Insertionen sich im Bereich der Deckzellen befinden, so daß man daran denken könnte, denselben eine diesbezügliche Funktion zuzuschreiben.

Ehe wir zu dem hinteren Teil des Magendarmes übergehen, seien noch einmal die vier Zellen um die Oesophagusbasis betrachtet. Die hinteren (Mv_1), dorsal vom Oesophagus gelegenen sind je nach dem Füllungszustand des Darmes bald dicht beisammen und dem Oesophagus nahe, bald rücken sie auseinander und mehr von der Speiseröhre ab. Die Hauptfaser, die mit ihnen in Zusammenhang steht, ist jene, die hinter der Magendrüse absteigend mit dem von der ventralen Leibeswand kommenden System sich verbindet. Die Form dieser Zellen erscheint in der Regel unregelmäßig drei- oder viereckig. Das andre zu beiden Seiten des Oesophagus und etwas ventral gelegene Paar Mv_2 zeigt sich dorsoventral gestreckt und berührt sowohl das ventrale wie dorsale Längsfasersystem, zu denen sie also Beziehungen zu haben

scheint. In der Regel verläuft unter ihr eine feine, beide verbindende Fibrille.

Das vordere Ende der ventralen Längsfaser finden wir am Oesophagus ziemlich weit lateral an der Grenze des ersten und zweiten Ringes als genau da, wo der Nebenansatz des M. fulcro-oesophageus sich am Oesophagus inseriert. Der dorsale Längsmuskel der Speiseröhre legt sich zwischen die Zellen des ersten und zweiten Ringes, an deren Grenze er sich tief einsenkt und sich an dem obersten Ring befestigt, dicht hinter der Schlinge des Fulcro-oesophageus, mit der er beinahe noch in denselben Oesophagusquerschnitt fällt (Fig. 8 *l*). Endlich sei hier noch auf drei Zellen hingewiesen, welche um den vordersten Oesophagusteil lagern und sich wie kleine bipolare Ganglienzellen ausnehmen. Die größere liegt mit schiefer Längsachse auf der Dorsalseite des Oesophagus, meist etwas asymmetrisch, die andern beiden liegen, längsgestellt, an der rechten und linken Seite symmetrisch. Sie sind außerordentlich klein. Über Faserverbindungen habe ich nichts herausgebracht.

Im hinteren Teil des Magendarmes haben wir zunächst eine größere Anzahl annähernd circulär verlaufender Fasern kennen zu lernen. Die zweite dieser Fasern gehört durchaus dem Darm an (die erste auf den vordersten Ringzug folgende übergehen wir zunächst), und bildet um denselben einen vollkommenen Ring ungefähr in der Höhe des Vorderrandes der letzten Hauptzellen. Sie ist wesentlich schwächer als der erste Ring, nicht stärker als die stärkeren Fasern der vorderen Systeme. Ihr werden wir die Zellen zurechnen, die rechts und links sich von hinten her ihr anlegen. An dieser Stelle findet sich auch eine Verbindungsfaser an den ersten und den folgenden Ring. Interessant wird die Faser noch durch ihre Beziehung zur Deckzelle. Bald nämlich, nachdem die Faser dieselbe erreicht hat, dringt sie in deren Plasma ein, bis sie tief in die Furche zwischen den beiden letzten Mediodorsalzellen zu liegen kommt. Dann steigt sie auf dem Rücken auf die Oberfläche, um hier in oberflächlichem Verlauf sich mit der Faser der andern Seite zu verbinden. In der Tiefe scheint sie stets wenigstens eine Faser abzugeben, für die ich aber ein typisches Verhalten nicht feststellen konnte.

Der folgende Ring gehört auch nur dem Darm an, ist aber dorsal nicht geschlossen. Er umfaßt den Darm annähernd an der Grenze der Hauptzellen gegen das hintere Syncytium, wobei er, entsprechend der schiefen Abgrenzung beider Regionen gegeneinander, ventral über das Syncytium, dorsal über die Hauptzellen verläuft. Er ist fast so kräftig

wie der erste Ring. Auf der Rückseite des Darmes spaltet er sich, nachdem er die dorsale Längsfaser gekreuzt hat, in zwei Fasern, von denen eine quer gegen die Mediane verlaufend kurz endigt, die andre nach hinten ziehend sich der Längsfaser anschließt, mit der sie zu verschmelzen scheint, und mit der sie also ihre Insertion an der dorsalen Leibeswand findet. In der Seitengegend liegen ihm zwei Zellen an.

Im Bereiche dieser drei Ringe entwickelt sich noch ein starkes System, das dem Darm und Geschlechtsapparat angehört und von der Leibeswand entspringt. (An letzterer werden wir es in der Nähe der schmalen dorsalen Längsfaser, dicht am zweiten Ringmuskel, wiederfinden.) Sein Plasmakörper mit Kern liegt der die Leibeshöhle schräg von dorsal vorn nach ventral hinten durchsetzenden Strecke an: Ml_3 (Fig. 1*a*, 8*s*—*y*, Taf. XX u. XXIV.)

Das Ursprungsstück derselben sehen wir in Fig. 4 durchbrochen eingetragen. Wo sich Darm und Genitalapparat aneinander legen, teilt sich die Faser. Ein Zug tritt in ventral gerichtetem Verlauf an den Dotterstock und verbindet sich mit der Ringfaser, die denselben an seinem hinteren Rande umfaßt und jederseits einen Zellkörper mit Kern trägt Mv_{13}. Der dorsale Ast tritt zum Darm, dem er sich seitlich lose, anlegt (siehe das verschiedene Verhalten rechts und links in Fig. 8) zwischen dem ersten und zweiten Ringmuskel. Zwischen ihnen läuft er gegen den Rücken um an der Grenze der mediodorsalen Zellreihe sich aufzufasern. Zwei der Endfasern steigen nun an dieser Grenze abwärts parallel der dorsalen Längsfaser, und wie sich letztere am Unterrand der Hauptzellen vom Darm abbiegt, machen sie allein, vielleicht verstärkt durch Anastomosen, die dorsalen Längsmuskeln des Darmendes aus. Unter den Cloakalsphincteren durchtretend inserieren sie dicht über dem After an der Körpercuticula. In der Mitte des Darmes liegt ihnen je eine Zelle mit Kern an Mv_{12}.

Die den Dotterstock ventral umfassende Faser, die wir mit ihren Zellen schon erwähnten, gibt noch einen zweiten Ast gegen den Rücken zu ab, der, ebenfalls frei die Leibeshöhle durchsetzend, sich auf der Darmzelle Id_4 nahe dem ihr aufgelockerten Muskelkörperchen der zweiten Ringfaser mit den Darmfasern verbindet, vor allem durch einen absteigenden Ast, der die Anastomose zwischen zweiter und dritter Ringfaser verstärkt.

Endlich greift auch der untere Sphincter des Genitalapparates auf den Darm über, wie aus der Figur zu ersehen, teils verbindet er sich mit dem letzten Ringmuskel, teils läuft er gegen zwei lateral

dem Darm aufgelagerte Zellen Mv_9 und $_{10}$ aus. Doch konnte ich das weitere Verhalten seiner Fibrillen hier nicht sicher ermitteln.

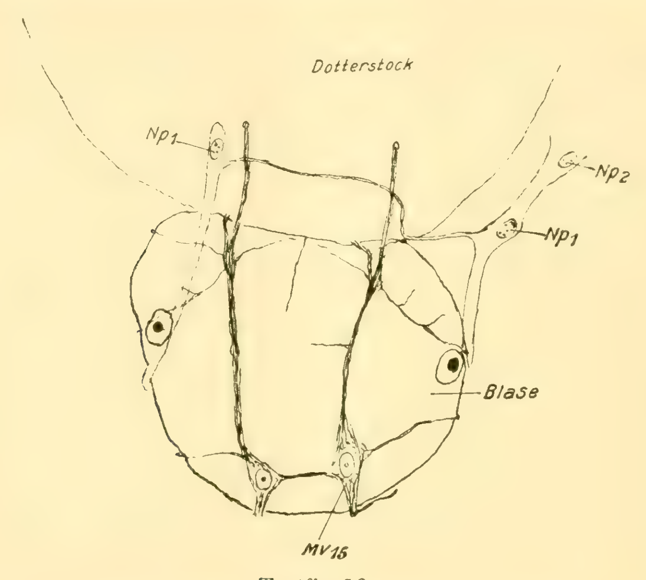
Die Längszüge, die über den Enddarm nach hinten verlaufen, sind also vier, zwei hintere, die aus den Endästen der von der seitlichen Körperwand herkommenden Fasern bestehen, und zwei laterale, die die Enden der lateralen und ventralen Längsfasern des Magendarmes zusammenfassen. Auch letztere kreuzen die Cloakalsphincteren und inserieren sich am ectodermalen Teil der Cloake. Der Genitalapparat hat also keine auf ihn allein beschränkte Fasern.

Eine Zelle muß noch erwähnt werden, die sich zwischen Darm und Genitalapparat eingekeilt medioventral findet, dicht hinter dem zweiten Ring, zu dem sie zu gehören scheint Mv_6. Die übrigen Zellen des hinteren Darmteiles sind also: sechs laterale, davon eine Mv_4 hinter dem ersten, eine Mv_5 hinter dem zweiten Muskelring, zwei dicht bei einander am dritten Muskelring Mv_7 und $_8$ und die fünfte und sechste ebenfalls 'dicht zusammen etwas mehr dorsal und etwas weiter hinter dem Ring Mv_9 und $_{10}$. Dazu kommen drei dorsale, eine mediodorsale Mv_{11}, wo der hintere dorsale Aufhängemuskel an den Darm tritt und ein Paar etwas weiter caudal an den dorsalen Längsstämmen des Darmes Mv_{12}. Sehr einfach ist der hintere Cloakalsphincter, er ist dorsal geschlossen und inseriert sich von beiden Seiten nahe der Medianlinie an das Ectoderm. Hier liegen auch seine Zellen, jederseits eine (Fig. 4, 37, 38 Mv_{17}). Dorsal liegt er etwas weiter vorn als hinten, seine Seitenteile zeigen Conoexität nach vorn und ventral, er ist mit der lateralen Längsfaser durch Fibrillenaustausch verbunden.

Der vordere Sphincter umfaßt ebenfalls dorsal den Enddarm kontinuierlich, tritt aber dann auf den Oviduct über, wo auch seine Zelle und sein Kern Mv_{16} dicht neben dem des Eileiters liegen, und biegt sich dann auf die Harnblase, wo er in eine von deren vier Muskelzellen Mv_{14} übertritt, ein wenig vorwärts gerichtet (Fig. 37*a*, *b*, 38, Taf. XXVIII). In derselben Richtung tritt vorn ein Fibrillenbündel aus, das bald sich auf die Rückseite der Harnblase biegt, hier sich quer mit dem der andern Seite verbindend. (Die beiden Sphincter waren übrigens schon vielen früheren Autoren bekannt.)

Die beiden andern auf der Ventralseite der Blase gelegenen Muskelzellen (Textfig. 16, Fig 37*a*, 39 Mv_{15}) scheinen hauptsächlich Bildner von zwei starken Längsfasern zu sein, die auf der Ventralseite parallel nebeneinander der Blase aufliegen. Nach vorn teilen sie sich bald, indem der stärkere Ast frei durch die Leibeshöhle zum Dotterstock

aufsteigt, mit dessen Sphincter er sich verbindet, während der kleinere Teil den Zug um die Blase fortsetzt, über ihren Scheitel auf die Dorsalseite und sich hier mit der dorsalen Querfaser vereinigt, von dieser treten (meist wohl zwei) dorsale sehr feine Längszüge gegen den Blasengrund (Fig. 38). Hinten teilt sich die ventrale Längsfaser ebenfalls sehr bald. Der stärkere Teil verläuft hier ebenfalls, die Blase verlassend, zu einer Muskelzelle des großen ventralen Körperlängsmuskels. Eine deutliche Insertion an der Körpercuticula dieser Gegend sah ich nicht. Der andre Teil setzt wieder den meridionalen Verlauf fort bis an die



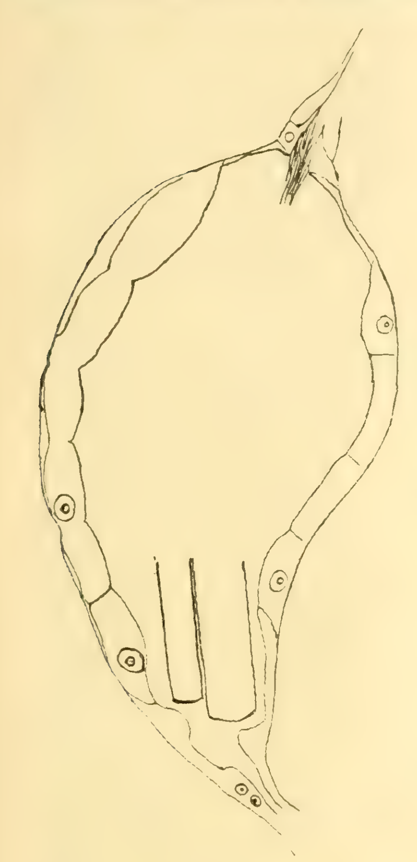
Textfig. 16.
Vorderseite der mäßig gefüllten Harnblase mit den Muskeln.

Cloake, wo er sich dicht am unteren Sphincter inseriert. Beide Längsfasern sind durch Querfasern verbunden, von denen zum mindesten die zwischen den beiden Zellkörpern konstant ist.

Außerdem finden sich Verbindungen zwischen dem eben und dem vorher beschriebenen System, von dem die meisten einer ventral gerichteten Faser aus der dorsalen Zelle entspringen, die sich ungefähr an ihrem Durchtritt unter dem Hauptnerven zum ersten Male gabelt. Die in Fig. 37 eingezeichneten Äste sind wohl konstant, vielleicht auch eine nicht mehr in dem Schnitt sichtbare Gabelung des vordersten Astes. Außerdem tritt von dem nach hinten geschickten Ast dieses Systems, gleich nach Verlassen der Zelle, ehe er sich als Sphincter auf den Ovi-

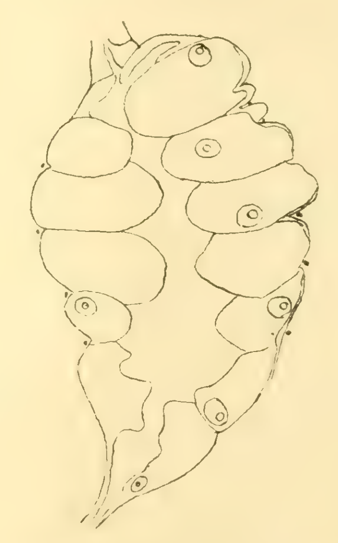
duct begibt, eine Verbindungsfaser nach hinten und von dem vorderen Ast eine solche zum Blasenscheitel. Alle diese Fasern treten annähernd senkrecht an die ventralen Längsfasern heran, mit denen sie sich verbinden.

Die Wirkung des beschriebenen Fasernetzes auf die Eingeweide ist leicht vorzustellen und auf Blase und Magendarm durchaus gleichartig. Die Organe werden stark zusammengepreßt, und ihre weichen Wände wölben sich zwischen den Maschen des Netzes stark oft bruchsackartig vor. So entsteht das mehrfach beschriebene traubenartige Aussehen des Magendarmes. Da die Fasern an letzterem sehr häufig den Zell-



Textfig. 17.

Magendarm stark erweitert und gefüllt (der Inhalt nur hinten angedeutet), die Umrisse daher glatt und die Wände dünn. Rechts = ventral.



Textfig. 18.

Magendarm fast leer und von der Muscularis zusammengeschnürt. Links = ventral.

grenzen folgen, entspricht nicht selten ein solcher Sack oder eine Beere der Traube genau einer Zelle, vielfach aber schneiden die Muskeln tief in den Zellkörper ein (vgl. Textfig. 17 und 18). So ist es natürlich stets bei der Blase, von der Fig. 39 ein Bild im kontrahierten Zustande liefert. Es ist bekannt, daß Ehrenberg diese Beeren als kleine Magen auffaßte.

Die Einschnürungen und Abschnürungen gehen oft sehr weit, so daß auf manchen Schnitten einzelne Zellen fast wie abgetrennt von den übrigen erscheinen können, und ich verstehe sehr gut, wie de Beauchamp beschreiben konnte, daß die vorderen Zellen die Neigung haben, sich von ihrer Umgebung loszulösen. Auch ich fand die annähernden Abschnürungen am häufigsten vorn in der Gegend der vorderen Belegzellen, doch auch einmal sehr ausgesprochen in der Nähe der hinteren. Ob diese Zustände normale sind, oder ob die Fixierung dabei eine Rolle spielt, vielleicht unter Umständen einen kurzen prämortalen Krampf bedingt, kann ich nicht entscheiden. Beachtlich ist nur der Unterschied zwischen *Hydatina*-Mengen, die ich in derselben Stunde aus derselben Kultur gefischt und fixiert hatte, die einen mit warmer Flemmingscher Lösung, die andern mit warmem Sublimat, vorher aber nach Hirschfelder mit einer leichten Cocaindosis begeben hatte. Das Sublimatmaterial zeigt durchschnittlich beträchtlich stärker kontrahierten Darm als das aus Flemmings Gemisch. Die Ursache braucht natürlich nicht in der Fixierungsflüssigkeit zu liegen, sondern liegt wahrscheinlicher an dem Hitzegrad oder noch wahrscheinlicher an verschiedener Cocainwirkung nach Dosis und Dauer.

Was die feinere Struktur der Fasern und Zellen betrifft, mag hier nur kurz erwähnt sein, daß ich überall, sobald das Präparat zur diesbezüglichen Untersuchung sich eignete, die Muskulatur deutlich quergestreift fand (abgesehen vom Shincter pylori), selbst in den feinsten Fädchen. In Fasern gleichen sie völlig der Muskulatur der Körperwand, oder Skeletmuskulatur, wie wir letztere ja, entsprechend der Funktion der Cuticula, ruhig nennen können. Wir werden daher diese Dinge dort gemeinsam besprechen. Ebenso heben wir uns die Frage der Innervation für später auf. Eine bindegewebige Umhüllung der Fasern konnte ich nicht nachweisen.

Aus unsrer Beschreibung der Eingeweidemuskulatur hat der Leser wohl schon ersehen, daß sie mit de Beauchamps unvereinbar ist. Bei der Besprechung von *Hydatina* kommt dieser Autor zu dem Resultate, daß diese Muskulatur wohl von den Deckzellen aus, vielleicht auch von den ventralen Magenzellen, aus gebildet sein mag. Immerhin spräche ihr Zusammenhang mit einem Leibeshöhlenmuskel dafür, daß sie doch vielleicht vom Mesenchym stammen könne, das lasse sich nicht bestimmt ausschließen. Nach den Untersuchungen andrer Formen bezeichnet er dann aber im Resumee die Mitteldarmmuskulatur als «née et plus ou moins séparée» von den Magenzellen. In demselben Sinne spricht er sich bestimmt in seinem Autoreferat (19) aus. Wir

stehen an sich solchen Merkwürdigkeiten skeptisch gegenüber. Weshalb wir jedoch dieselben durchaus zurückweisen und die oben von uns beschriebenen Kerne und Plasmen als muskelbildend ansehen ist folgendes: 1. Die Kerne zeigen denselben Bau wie die entsprechend großer Körpermuskeln, besonders wie die der direkt in die Darmmuscularis übergehenden Cutaneovisceralmuskeln. 2. Das gleiche gilt von den Plasmen. 3. Kern und Plasma zeigen stets engste Beziehungen zu den kontraktilen Fibrillen (vgl. Figuren). 4. Das Muskelnetz setzt sich kontinuierlich auf die andern Eingeweide fort, wo ganz gleich geartete Zellen sich als ihre Bildner darstellen und auch von früheren Autoren (vgl. Harnblase) schon als contractile Zellen erkannt sind.

Daß damit natürlich das Problem einer Deutung der großen Deckzellen, die den Muskelzellen in nichts gleichen, noch der Entscheidung harrt, sagten wir bereits.

Fassen wir nun zusammen, was wir über die Zellkonstanz der Eingeweide hier gelernt haben. Der Mitteldarm brachte uns: im Oesophagus 15 konstante Kerne in drei Syncytien, der Magen im engern Sinne vier konstante Kerne im vorderen Syncytium, 30 konstante einkernige Haupt- und fünf Belegzellen, zwei syncytiale Drüsen mit je sechs Kernen, der Darm 14 konstante Kerne. Mithin finden wir Konstanz bei allen 80 Kernen des epithelialen Bestandteiles des Darmes und entsprechende Verhältnisse bei den zugehörigen Plasmaleibern. Beim Genitalapparat fanden wir, abgesehen vom Ovar, acht Dotterstockkerne, acht zugehörige Stützzellen, drei Oviductzellen und -kerne, macht 19 konstante Kerne. Im Harnapparat jederseits sechs konstante Kerne des Flimmer- und sechs des Drüsenapparates sowie zwei der Urethra. Abgesehen vom Ovar, bei dem wir aus nahegelegenen Gründen keine Zellkonstanz erwarten dürfen, besteht also der epitheliale Anteil der Eingeweide aus 123 konstanten Kernen mit zugehörigen konstanten Plasmaapparaten. Dazu kommen 34 Kerne der Muscularis und ihrer Nerven (einschließlich der drei kleinen Ganglienzellen um den Oesophagus), ohne die Aufhängemuskeln, so daß wir in dem gesamten Eingeweide 157 konstante Elemente finden, mit dem Mastax 322. Dazu fügt sich endlich noch die sehr beachtliche Stereotypie aller stärkeren Muskelfasern, dieselbe stellt sich auf der Blase, die sich als am durchsichtigsten am besten studieren läßt, als fast völlige Stereotypie aller Fasern dar, während manchen Endfasern und Verbindungen im Darmnetz eine gewisse Variabilität zuzukommen scheint.

Damit möge die Beschreibung der Eingeweide beendet sein und die der Skeletmuskulatur folgen.

II. Die Skeletmuskulatur.

Indem wir den Ausdruck vom Hautskelet ernst nehmen und in der kräftigen Cuticula den passiven Bewegungsapparat des Tieres erblicken, stellen wir den Eingeweidemuskeln die Skeletmuskeln gegenüber. Da die früheren Autoren den Eingeweidemuskeln nur wenig Liebe entgegengebracht haben, ist bei Rädertieren wie auch wohl sonst die Üblichkeit nur die Skeletmuskeln im Auge zu haben, wenn man schlechthin von Muskelsystem oder Muskellehre spricht. Es entspricht also dieser unser Abschnitt dem ganzen Abschnitt über das Muskelsystem bei den früheren Autoren.

Seit ZELINKA (1886) teilt man die Muskeln der Rädertiere in Hautmuskeln und Leibeshöhlenmuskeln ein. Im Anfange des II. Kapitels seiner ersten großen Rädertierarbeit sagt dieser Forscher, man könne »nach Tötung und Konservierung des Tieres Systeme von Muskeln erkennen, welche man kurz als Hautmuskeln und Leibeshöhlemuskeln unterscheiden kann. Erstere würden dem Hautmuskelschlauche der Würmer homolog sein; sie liegen unter der Cuticula in der Haut, und der Plasmaschicht derselben dicht an, während die Leibeshöhlenmuskeln nur an ihren Ursprüngen an der Haut sitzen, in ihrem Verlaufe jedoch die Leibeshöhle in verschiedenen Richtungen durchziehen, um sich an die Organe oder Organteile, welche sie zu bewegen haben, anzusetzen.« Die hiermit begründete Einteilung ist, soviel ich sehe, von allen Autoren bis heute beibehalten. Nichtsdestoweniger halte ich sie für unser Objekt für unzweckmäßig. Auch wenn man die histologische Beschaffenheit als zweite Begründung besagten Gegensatzes heranziehen will, nützt das bei *Hydatina* nichts, da, soviel ich sehe, alle Muskeln (bis auf 2) quergestreift sind. Der Hauptgrund, die ZELINKAsche Einteilung aufzugeben ist aber der, daß derselbe Muskel (dieselbe Zelle) eine Strecke weit sich als Hautmuskel, später als Leibeshöhlenmuskel verhalten kann. Die Begründung meines Vorgehens wird jedoch nach der Besprechung der einzelnen Muskeln sehr leicht zu geben sein, ich werde dann darauf zurückkommen.

So bleibt als Einteilungsprinzip eigentlich nur die Vorstellung, die man sich von der physiologischen Bedeutung der Muskeln macht. Wenn HLAVA meint, die Ringmuskeln hätten hauptsächlich die Aufgabe, die Leibeshöhlenflüssigkeit unter Druck zu setzen und mit deren Hilfe die Krone und den Schwanz hervorzutreiben, so scheint mir diese Auffassung sehr viel für sich zu haben. Ob die Funktionen des ersten Ringmuskels nicht komplizierter sind, erscheint mir allerdings fraglich,

wir können diesen daher als Sphincter coronae für sich betrachten, die übrigen aber als Ringmuskelsystem zusammenfassen, denen wir noch einige kleine überwiegend dorsoventral verlaufende Fasern anschließen. Das dritte System bezeichnen wir dann als Retractores coronae. Ist der Schwanz befestigt, so wirken sie in der Weise, daß sie die Krone einziehen und gleichzeitig das ganze Tier gegen den Fixationspunkt hinziehen. Ist das Tier frei, so ziehen sie Schwanz und Krone ein.

Wenn ZELINKA, 1886, darauf aufmerksam macht, daß die Muskeln alle in dem Äquator des Tieres angeheftet, also gewissermaßen durchbrochen sind, so gilt das für *Hydatina* nur mit Vorbehalt. Schon EHRENBERG unterschied ja vordere und hintere Muskeln, da letztere aber sich alle direkt in die vorderen fortsetzen, halte ich es für richtiger, den Muskel von der Schwanzspitze bis zur Krone als Einheit anzusehen, und so zu besprechen, unbeschadet seiner Wertigkeit als einer oder mehrerer Zellen. An das Retraktorensystem schließen wir die kleinen Muskeln der Krone und des Mundes und endlich noch einige kleine Muskeln, die speziellen Zwecken dienen.

1. Der Sphinkter des Halses.

(Fig. 1, 2*a*, Taf. XX; Fig. 8, Taf. XXIII.)

Dieser Typus eines Hautmuskels umfaßt den Körper als völlig geschlossener Ring dicht hinter der Krone. Wie diese steht er schief zur Längsachse des Tieres, indem er ventral sich weniger weit von der Schwanzspitze entfernt als dorsal. Er ist der einzige völlig in sich abgeschlossene Ringmuskel. Seine Breite beträgt nach den einzelnen Stellen verschieden ungefähr 5—11 μ. Diese Verschiedenheit hat vornehmlich darin ihre Ursache, daß an den Stellen, wo sich Befestigungen an der Haut finden, der Muskel sich rasch erweitert, auf den Zwischenstrecken schmäler ist. So erscheint der vordere Rand aus einer Reihe nach oben concaver, der hintere aus einer solchen nach unten concaver flacher Bögen gebildet. Im ganzen finden wir vorn 15, hinten 11 Anheftungsstellen. Eine liegt ventromedial, sowohl am Vorder- als am Hinterrande des Muskels. Die zweite treffen wir an den großen ventralen Retraktoren, die des Vorderrandes etwas medial, die des Hinterrandes etwas lateral von ihnen. Die folgende dritte Insertion liegt hinten etwa zwischen dem Retract. ventralis und dem M. retractor lateralis medius in der Mitte, am Vorderrande etwa mitten zwischen den beiden zuletzt beschriebenen hinteren Insertionen. Genau lateral folgt die nächste vordere. Auf der Dorsalseite folgen dann jederseits vier vordere Insertionen; die äußerste fünfte jederseits greift hinter

der Cingulumzelle 4, die nächst innere hinter 3 nach vorn, gleich einwärts von letzterer steht schon wieder eine deutliche Ansatzzacke, die siebente, etwa dem Muskelchen M. dorsopharyngeus entsprechend. Die beiden medialsten sind sehr unscheinbar und stehen an der langen dünnen Mediodorsalstrecke des Muskels dicht nebeneinander. Von den zwei hinteren dorsalen Insertionen entspricht die mediale genau der siebenten vorderen, die äußere steht zwischen der fünften und sechsten des Vorderrandes.

Eine dorsomediane Insertion gibt es nicht. Die Bögen zwischen zwei Insertionen sind medioventral am kürzesten, lateral am weitesten.

Ein besonderes Verhalten finden wir am Hinterrand in der Seitengegend. Verfolgen wir die Faserung von hinten seitwärts, so sehen wir, wie ein Teil der Fasern rasch kaudal abbiegt und sich völlig vom Hauptzug trennt, dann eine Strecke weit diesem annähernd parallel läuft, um endlich kurz nach hinten gebogen zu inserieren (Fig. 2 *a*). Interessant ist, daß unmittelbar dieser Insertion gegenüber sich der Hauptkopf des Retractor lat. inferior ansetzt. Diese Abzweigung erreicht fast die Breite des restierenden Hauptzuges.

Auch sonst fügen sich die einzelnen Fibrillenzüge nicht eng zu einem geschlossenen Bande zusammen, lassen vielmehr eine große Anzahl Längsspalten erkennen. So verstehen wir, wie Ehrenberg diesen Ring als Gefäßplexus ansehen konnte.

Im Durchschnitt des Muskels nimmt die kontraktile, quergestreifte Substanz die Außenseite ein, mehr flach an den Stellen der Insertionen, mit leicht eingebogenen Rändern an den Zwischenstrecken. Das Sarcoplasma liegt dementsprechend auf der Innenseite. Die Kerne finden wir, einen auf jeder Seite, lateral, und auch hier wieder eine Eigentümlichkeit. In der Seitenlinie bildet nämlich das Plasma einen langen Markbeutel, ähnlich wie wir es von Ascaridenmuskeln kennen. Dieser biegt sich in ganz ähnlicher Weise wie die laterale Insertionszacke, nur viel weiter nach hinten, bis an den Nervus dorsalis. Der Kern liegt nun im basalen Teil dieses Markbeutels. Dieser ist jedoch nicht die einzige Besonderheit des Sarcoplasmas. Dorsal, etwa den weitest medial gelegenen Insertionen entsprechend, sendet der Muskel aus seinem Plasma einen zuerst kegelförmigen, dann schlankeren Fortsatz, der sich zum Caput mediale der Pars anterior m. retractoris dorsalis begibt und mit seinem Sarcoplasma verschmilzt. Das Sarcolemm überzieht als Zellmembran auch diese Fortsätze, geht also kontinuierlich in das des andern Muskels über.

Solche Verbindungen wollen wir als Muskelschleier bezeichnen, die erstgenannten Ausstülpungen als Innervationsfortsätze.

In der Regel finde ich den Muskel in einer flachen Falte der Cuticula gelegen, die ebenfalls ringförmig den Körper umzieht. Dabei liegt er jedoch der Cuticula nicht so fest an, daß nicht in der Seitengegend noch feine Muskelfäserchen zwischen beiden hindurchtreten könnten. Dorsal und ventral wird er in dieser Rinne noch durch ein Paar besondere Muskelchen festgehalten, ventral besorgen dies die Endigungen des M. sphincter corporis primus (siehe diesen), dorsal ist es ein besonderes Paar.

Diese wohl kürzesten selbständigen Muskeln des *Hydatina*-Körpers messen ungefähr 12 μ Länge und $1^1/_2$ μ Breite und inserieren (s. Fig. 1, 2*a*, *b*) direkt vor und hinter der genannten Falte für den Ringmuskel. Ihren Kern hat jede nahe der hinteren Insertion, und von hier verbindet ein feiner Schleier die Faser mit dem benachbarten M. dorsooralis anterior. Eine Innervation dieser Muskelchen habe ich nicht nachgewiesen.

2. Das Körperringmuskelsystem

(Fig. 1, 2*a*, Taf. XX; Fig. 8, Taf. XXIII u. XXIV),

besteht aus fünf wahren und drei falschen Ringmuskeln. Alle sind bilateral und auf der Bauchseite breit unterbrochen. Auch auf dem Rücken ist der Verlauf diskontinuierlich. Während aber bei den falschen (vorderen) Ringmuskeln auch hier eine weite Lücke klafft, so daß dieselben in ihrem Verlauf im wesentlichen auf die Seitengegend des Tieres beschränkt sind, sind die dorsalen Insertionen der echten Ringmuskel so genähert, daß man die Diskontinuität nur im Flächenbilde sicher bemerkt.

Als Typus und Beispiel der Ringmuskel mag uns der fünfte dienen. Derselbe umfaßt den Körper der *Hydatina* ungefähr im Äquator (Fig. 1, 2, 8*s*, *t*). Hinten, dicht vor der Endinsertion, biegt er sich etwas vorwärts, dann befestigen sich beide Hälften mit verbreiterten Enden einander gegenüber. Zunächst liegt der Muskel dicht an der Haut und zeigt auf dieser Strecke vier Insertionszacken (Fig. 8). Die letzte an der Stelle, wo er den M. retractor dorsalis kreuzt. Hier liegen: außen der M. sphincter corporis quintus, vor und hinter ihm entspringt je eine Zacke des Cutaneo-visceralis und einwärts und dorsal von diesem liegt der Querschnitt durch den mittleren Bauch des Retractor dorsalis.

Von dieser Stelle ab wendet sich der Muskel einwärts und wird zum Leibeshöhlenmuskel, indem er auf der Innenseite von Nerven, Längsmuskeln und Excretionsgefäß hinzieht, bis er nicht weit vom großen

ventralen Längsmuskel sich wieder an die Cuticula ansetzt. Wo er an dem Hauptnerven vorbeizieht, legt sich das verdickte Sarcoplasma diesem eng an. Der Kern liegt noch ventral von der Seitenlinie. Ungefähr in der Seitenlinie entwickelt der Muskel einen breiten Schleier nach unten und einen feinen nach oben, mit denen er sich den nächstbenachbarten Ringmuskeln verbindet.

Der sechste Muskel (*Mb*) zeigt annähernd gleiche Verhältnisse, nur bleibt er Hautmuskel. Entsprechend seinem längeren Verlauf unter der Haut zählt man sechs Ansatzzacken (Fig. 8 *u*, *v*). Der Kern liegt fast genau lateral, und in dieser Gegend kommt es zu einer großen Schleierbildung nach vorn, einer feineren nach hinten. Dicht unter dem Muskel endet der laterale Sinnesnerv im Sinnesorgan, zu diesem Punkt der Cuticula schickt er feine Fasern, die mit der Hauptfaser vom Sarcolemm in einen dreieckigen Schleier eingehüllt werden (Querschnitt Fig. 8 *u*). Vorn legt sich das Sarcoplasma dem Hauptnerven ebenfalls eng an. Die ventrale Endigung liegt direkt hinter der des vorigen. Die dorsalen Enden sind nicht ganz so scharf nach vorn gebogen wie bei diesem (Fig. 1 *b*).

Siebenter und achter Körperringmuskel sind in ihrem Verhalten ganz ähnlich dem letzten, nur reichen sie nicht so weit nach vorn, ersterer erstreckt sich nur wenig über die Laterallinie bauchwärts, etwa bis zum Excretionsgefäß, und hat den Kern mit Schleierverbindung nach vorn und hinten ungefähr in genau seitlicher Lage, auf dem Rücken stoßen beide Teile gerade aufeinander. Einen Innervationsfortsatz habe ich nicht bemerken können.

Nr. 8 reicht nicht einmal bis zur Seitenlinie, schon ehe er den großen Kopf des langen Rückenmuskels erreicht hat, setzt er sich an der Haut fest. Von dieser Stelle zieht ein anfangs dickerer, dann sehr dünner Schleier zum vierten Muskel. Auch hier habe ich einen Innervationsfortsatz nicht gefunden. Den Kern findet man jederseits in dem hinteren Teil des Schleiers. Die hintere Insertion liegt hinter der Mitte der letzten mediodorsalen Hauptzelle des Darmes.

Der vierte endlich der Ringmuskeln verhält sich mit durchaus subkutanem Verlauf und feinem Schleier zum fünften ganz ähnlich wie der siebente. Ventral reicht er bis ungefähr in die Seitenlinie, tritt nur wenig am M. retractor dorsalis vorbei, dorsal biegt er sich sehr steil nach vorn, so daß er etwa hinter dem vorderen Teil der ersten dorsomedialen Hauptzelle des Magens von beiden Seiten inseriert. Seitlich liegt der Muskel ungefähr an der Grenze des letzten und vorletzten Drittels der großen Darmdrüsen.

Eigenartig ist auch hier das Verhalten des Kernes. Kurz vor seinem Ansatz schickt nämlich der plasmatische Teil des Muskels einen starken Fortsatz vor- und bauchwärts. In diesem findet sich der Kern an einer verdickten Stelle, von der nun einmal ein breiter Schleier zum letzten falschen Ringmuskel (Mb_3) zieht, anderseits schräg ab- und schwanzwärts ein langer Innervationsfortsatz zum Hauptnerven. Es ist das ein sehr eigenartiges Verhalten, auf das wir noch zurückkommen müssen.

Während die echten Ringmuskeln so Rücken und Flanken in gleichmäßigen Abständen etwa in der Ausdehnung wie die Hauptzellen des Darmes umgreifen, ist der Abstand, der den einen derselben von dem letzten falschen und diese unter sich trennt, dorsal zum mindesten viel geringer, an der Seite der Darmdrüse etwa nur halb so groß als der der echten voneinander, erweitert sich aber ventral beträchtlich, da besonders der vorderste stark gegen die Krone aufsteigt.

Alle drei verhalten sich etwa wie der ventrale Teil des echten Ringmuskels 2 (Mb_5). Nur ganz dorsal ziehen dieselben dicht an der Leibeswand zwischen dieser und dem langen Rückenmuskel. Weiter ventral biegen sie gleich einwärts, um an der Innenseite der Längsmuskeln, der Nerven und des Excretionssystems die Bauchhaut zu erreichen, und zwar der letzte zwischen M. retractor lat. inferior und M. retractor ventralis in der Mitte, der zweite dicht an ersterem Muskel, der vorderste in der Höhe des Halsringmuskels dicht an der Medianlinie. Dabei steigt der letzte nach vorn kaum auf, hält ungefähr die Mitte zwischen Dotterstock und größtem Pharynxumfang inne, der zweite steigt stärker, erreicht fast die Höhe der größten Pharynxumfanges. Der erste steigt, wie wir sahen, bis zum Halsringmuskel. Der zweite inseriert, in drei Enden gespalten, der dritte einfach. Die Ursprünge sind alle zweiköpfig (Fig. 8), was wir als einen Rest von Hautmuskelnatur auffassen können. Etwas genauer müssen wir noch die komplizierten Verhältnisse des M. sphincter corporis I schildern. An der Stelle nämlich, wo dieser Muskel die Retractores laterales kreuzt (ein wenig ventral), teilt er sich in einen Hauptzug, der dem Hinterrand des Sphincter coronae folgend weit nach vorn verläuft und vor der siebenten Cingulumzelle mit einer kürzeren Zacke sich hinter, mit einer längeren vor diesem Muskel inseriert. Der andre, mehr vorwärts gerichtete Teil wird verstärkt durch einen kleinen von hinten kommenden Ursprung (Fgi. 2 *a*, Mb_3), mit dem vereint er schräg vorwärts und etwas ventral gerichtet einwärts vom Sph. coronae zur Cuticula zieht. Von dem ersten Hauptzug wird noch ein feines Fädchen abgegeben, das zu den Unterlippenzellen der Mundbucht geht.

Hier schließt sich ein sehr kleines Muskelchen an, das dicht vor und ventral von der Insertion des letztgenannten an der Cuticula entspringt und zwischen der sechsten und siebenten Cingulumzelle hindurchtretend an der Cuticula der Krone inseriert. Da es keinen eigenen Kern hat, halte ich es nur für einen Teil, eine Fortsetzung des vorhergehenden.

Endlich sei hier noch auf eine Faser hingewiesen, die nach dem in Fig. 48 abgebildeten Präparat eine gewisse Beziehung zu unserm System haben mag. Hier sehen wir nämlich aus der Stelle der stärksten Faserverflechtung eine Faser vor- und einwärts zum Fulcrum ziehen, sich zwischen die Fasern des M. abductor ventralis fügend. Ungefähr von derselben Stelle geht eine Faser mehr transversal und etwas dorsal gerichtet an den Pharynx. Wenn es nun auch bei diesem etwas kontrahiertem Tier den Eindruck macht, als ob beide Fasern von außen einwärts treten, stellen sie sich doch in den gestreckten Tieren, in denen sie nicht durch ihre Befestigung durch Schleier an der Retraktorenkreuzung nach außen gezerrt und sehr gedehnt sind, als eine einheitliche, den Pharynxeingang umgreifende Faser dar (Fig. 8 *h*, *i*, Fig. 47, Taf. XXVIII), die nur durch einen Schleier an die Skeletmuskulatur befestigt ist.

Welchem System sie zuzurechnen ist, kann ich nicht sagen, vielleicht ist sie ein Teil des Abductor ventralis. Einen Kern fand ich an ihr nicht.

Die Kerne der falschen Ringmuskeln liegen alle ungefähr in der Laterallinie. Nur Mb_1 hat noch einen zweiten Kern, da wo die zweite Ursprungszacke herantritt. An diesen Stellen legen sich gleich wie bei den echten Ringmuskeln Schleier von einem Muskel zum andern, besonders der vom letzten falschen zum ersten wahren Ringmuskel ist kurz und breit. Ferner herrscht Plasmakontinuität zwischen dem ersten und zweiten falschen Ringmuskel einer- und dem M. retractor lat. superior und medius anderseits, ebenso zwischen dem zweiten und dem M. retractor dorsalis. Alle drei Muskeln legen sich direkt dem Nerven an, ohne daß ich einen Innervationshügel bemerken konnte.

Die Bedeutung der Ringmuskulatur dürfte abgesehen von dem Druck, den sie bei der Gesamtwirkung auf die Leibeshöhlenflüssigkeit ausüben, die Erhaltung der Excretionsgefäßstämme und der Längsmuskeln, sowie des Hauptnerven in ihrer Lage sein. Da dies im wesentlichen nur im vorderen Teil, vor dem Ovar, in Betracht kommt, so sehen wir auch nur hier Leibeshöhlenmuskeln aus dem Ringsystem entwickelt.

3. Das Retraktorensystem

besteht aus sechs Paaren von Hauptretraktoren, die der Länge nach sehr verschieden sind. So schön übersichtliche Verhältnisse wie sie Hlava gibt, finden wir bei *Hydatina* leider nicht wieder, daher ziehe ich es vor, meine eigne Bezeichnungsweise zu entwickeln. Indem ich von der Mitte und dorsal nach außen gehe, unterscheide ich einen Retractor centralis, einen Retr. dorsalis, beides schöne, im wesentlichen selbständige Züge. Das gleiche gilt von M. retractor ventralis. Die übrigen drei Paare bezeichne ich als Retr. laterales, da sie sich in der Laterallinie sehr nähern und allerlei Beziehungen zu einander aufweisen. Ich unterscheide sie als inferior, medius und superior. Erstere beide liegen im hinteren Teile deutlich ventral, letzterer entspringt deutlich dorsal, alle inserieren sich zum mindesten teilweise an der Krone.

Im Fuß finden wir folgendes Verhalten der Muskulatur. Ein Zug läuft paarig an der Ventralseite gerade nach vorn, ein zweiter ebenso dorsal, ein dritter (M. obliquus caudae) endlich verläuft schräg aufsteigend von hinten dorsal, die Drüsen umgreifend nach der Ventralseite der Schwanzbasis. Diese wird von einer Ringfalte umgeben. In Fig. 8 *ll* besser 9 *g* sehen wir die genannten Muskelzüge an ihrem Ursprung, in die beiden Schwanzzipfelchen tritt kein Muskel ein. Der schiefe entspringt dorsal am weitesten medial, etwas lateral von ihm der dorsale gerade und diesem ungefähr korrespondierend ventral der ventrale gerade. (Die kleinen Muskel, die sich ihnen weiter vorn anschließen unmittelbar medial von ihnen gelegen, mk_1 der Figuren, und ebenso die beiden schon vorher erschienenen Fasern mk_2 der Figuren finden bei der Kloake ihre Besprechung.) Von dem oben angegebenen Ursprung zieht das Muskelchen md_1 gerade nach vorn, behält also immer die subdorsale Lage bei und inseriert mit einem Teil der Fasern an der Basalfalte des Schwanzes, der andre dürfte direkt in Fibrillen des lateralen Rückenmuskels übergehen, der hier außerdem noch weitere Ursprünge aufnimmt (Fig. 1, 2, 8). Der Kern des Muskelchens liegt in einer starken Verdickung des Sarcoplasmas etwas vor der Mitte seiner Länge. Die Innervation dürfte sich am untersten Ende finden (siehe Fig. 9 *f*).

Die beiden geraden Bauchmuskelchen (Fig. 9) verhalten sich entsprechend, doch ist nur einer, der laterale, von ihnen selbständig (mh_1). Sein Kern liegt dicht bei der Insertion am Basalring der Cuticula; sein Nachbar, das mediale Muskelchen (mh_3) zieht sich der Cuticula nur

anheftend direkt in den großen ventralen Retraktor über, von dem es bloß einen hintersten Teil darstellt. Doch erhält dieser weiter lateral außer dem ihm so zugehenden Fibrillen von der Basalfalte noch weitere Ursprünge bis seitwärts über den Ansatz des selbständigen Muskelchens mk_1 hinaus.

Hier nämlich, genau lateral neben letzterem und teilweise noch den accessorischen Ursprüngen von mh_2 gegenüber, inseriert sich unser schräges Schwanzmuskelchen (mp), dessen Kern lateral etwa auf der Mitte der Länge zu suchen ist (Fig. 2), und das seine Innervation im hintersten Ende empfängt (Fig. 9 *d*).

Dem lateralen Teile der Insertion des schiefen Muskelchens so nahe, daß man es fast als Fortsetzung desselben auffassen könnte, entspringt ein schmales langes Fäserchen, das gerade, aber vom Bauchmuskel, an den sich ja sein Ursprng unmittelbar anschließt, lateral abweichend nach vorn verläuft, um in zwei laterale Muskelchen überzugehen (Fig. 1 *a*, 2).

Wir stellen nun den M. retractor ventralis *Mh* voran, dessen hinterstes Ende wir bereits kennen lernten. Er läuft meistens völlig gestreckt bis herauf zur Krone, nur wenig nach vorn divergierend, etwa auf halbem Wege erhält er zwei accessorische Köpfe, von denen der laterale stets etwas stärker ist und etwas weiter hinten entspringt. Beide vereinigen sich zuerst untereinander, dann mit dem Hauptstamme. Unter der Krone trennt sich der Muskel zunächst in zwei Äste, von denen der schwächere fast gerade vorwärts zieht, nur wenig medial und ventral gebogen, und sich am Cingulum an der Zelle C_7 medial inseriert. Der andre Hauptast teilt sich bald wieder, einen Zweig abgebend, der etwas dorsal gebogen hinter dem Cingulum durchtritt und an der Trochuszelle T_8 von vorn inseriert, sich fächerförmig ausbreitend. Der Rest des Muskels hat den weitesten Verlauf, biegt lateral und rückwärts auf bis an die Cingulumzelle C_6. Im Verlauf unter deren Wimperwurzeln inseriert er sich, bis unter den Rand der Zelle C_5 vorschreitend.

Das Sarcoplasma liegt in diesem Muskel innen, dem Bande der kontraktilen Fasern auf. In den größten Teilen tritt eine Zusammensetzung aus mehreren kontraktilen Fasern im Querschnitt nicht hervor, nur wo die neuen Ursprungzacken aufgenommen werden, läßt sich die Teilung eine Strecke weit verfolgen. Drei Kerne sind dem Sarcoplasma eingelagert, der hinterste gleich nach dem Ursprung an der Basalfalte des Fußes, der zweite etwa an der Grenze des hinteren und mittleren Drittels (von der Basalfalte ab), der vorderste an der des

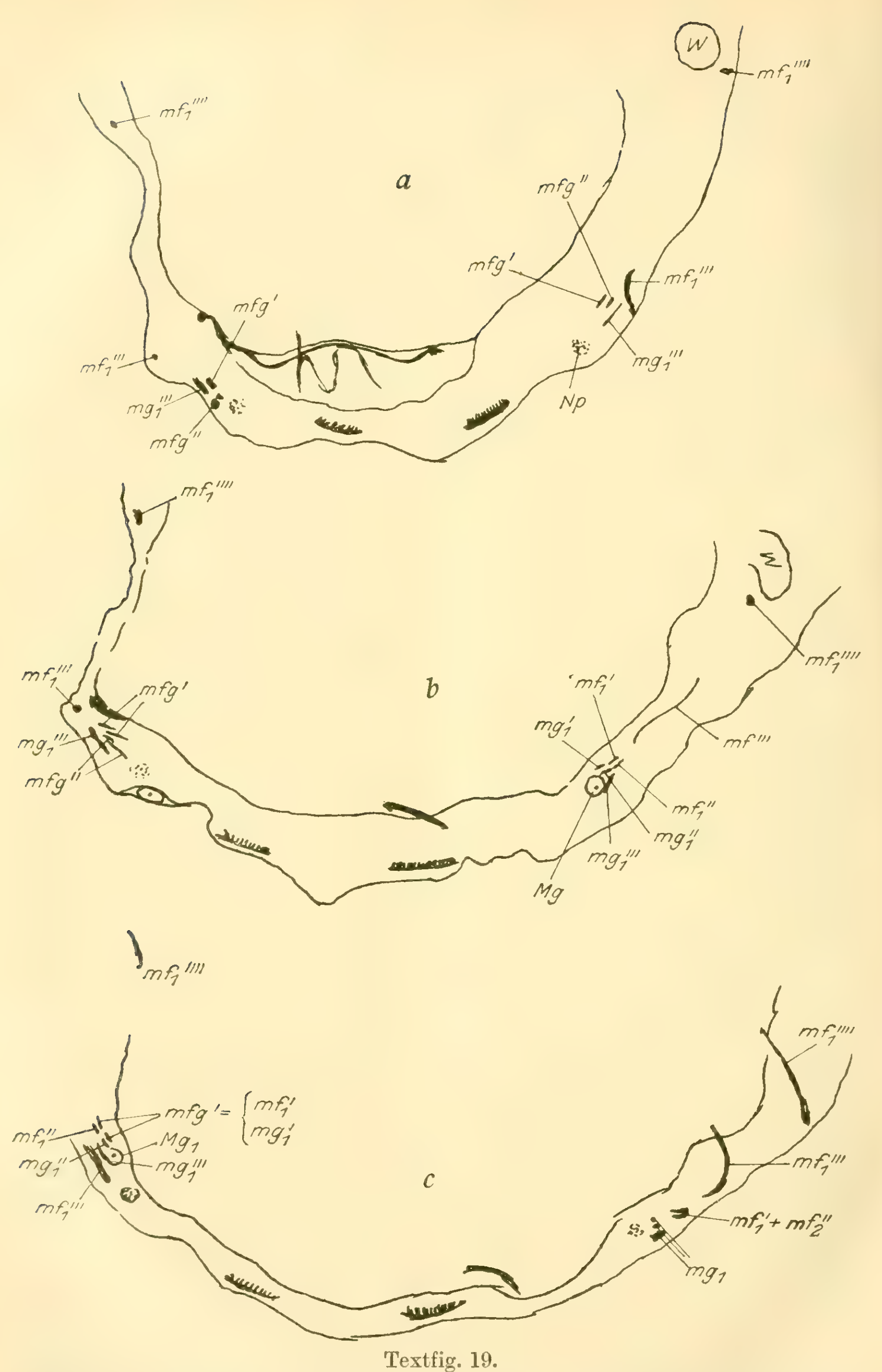
mittleren und vorderen Drittels. An den beiden hinteren Kernen senden sich die Muskeln gegenseitig Schleier entgegen, gewinnen also plasmatische Kontinuität miteinander, zugleich sendet am letzten Kern das Plasma einen Innervationsfortsatz zum Ganglion vesicale post., am mittleren einen solchen zum Ganglion ovaricum. Ob das hinterste Ende vom G. caudale noch innerviert wird, weiß ich nicht zu sagen.

Endlich ist noch ein Schleier zu erwähnen, der sich vom Knie des Hauptnerven, mit einem Kernchen versehen, zu unserm Muskel herüberzieht, vorn dem Pharynx aufliegend (Fig. 48, Taf. XXIX).

Der Muskel zeigt keine näheren Beziehungen zur Haut. Durch seine Befestigung mit der sekundären Zacke, den Druck der Eingeweide und dem geraden Verlauf der Bauchhaut von hinten nach vorn erklärt es sich zwanglos, daß er sich nie weit von dieser entfernt.

Die laterale Retraktorengruppe zeigt recht komplizierte Verhältnisse. Der ventralste dieser Muskeln reicht ebenfalls vom Schwanzring bis zur Krone. Dort lernten wir einen Kopf schon kennen als ein feines Muskelchen, das der Insertion des M. caudae obliquus gegenüber entspringt. Diese Faser zieht fast geradlinig nach vorn und etwas nach außen. Durch die Gesamtform des Tieres wird dabei natürlich eine gewisse Biegung um den Keimdotterstock bedingt. Immer mehr aufsteigend erreicht der Muskel die Seitenlinie etwa am Oberrand des Pharynx, wo der Körper am schmalsten ist, dort biegt dann der Hauptzug kurz dorsal um, um sich genau gegenüber der großen lateralen Insertionszacke des Spincter coronae zu inserieren. Nur ein kleines Fibrillenbündel zieht von der Stelle, wo der Muskel den Hals passiert, gerade nach vorn und nur wenig ventral gerichtet, zwischen dem Kronensphincter und der Haut hindurch, um sich von außen an der Cingulumzelle 5 zu befestigen. Für alle diese Leistungen ist der Kopf von der Basalfalte zu schwach, der Muskel empfängt noch einen zweiten Kopf, der wenig vor- und seitwärts vom ersten mit zwei kurzen Zacken von der Bauchhaut entspringt, und einen dritten, der eine Strecke weiter lateral mit einer Zacke ebenso weit hinten wie der letztgenannte, mit der andern etwas weiter vorn an der Cuticula befestigt ist, doch sind diese Zecken oft nicht deutlich verschieden. Diese beiden Köpfe verlaufen in starken Schlangenlinien (Fig. 2 *a*, 1 *b* und Fig. 8 und Textfig. 19).

Die Vereinigung der drei Köpfe findet neben dem Dotterstock statt, vorher aber haben die beiden medialen Köpfe je ein Fibrillenbündel an den mittleren lateralen Retraktor als Ursprung abgegeben.



Textfig. 19.

Stellt die Auflösung der langen Retractor lateralis-Köpfe in je zwei Bündel dar, von denen je das eine eines Paares zum inferior, das andre zum medius zieht. Sammlung der drei Ursprungsfasern des inferior, die Ursprünge des medius sind in *c* noch weit getrennt.

Sie können, da beide Anteile annähernd gleich stark sind, also auch als Köpfe jenes Muskels angesehen werden. (Diese Verhältnisse finden in Textfig. 19 *a—c* ihre Illustration.) Wo der Muskel die Seitenlinie und gleichzeitig die andern Retraktoren erreicht, schickt er am mittleren vorbei zu dem oberen noch eine feine Faser.

Das Sarcoplasma liegt wieder medial, die kontraktile Substanz ist bandartig angeordnet. Der erste Kern des Muskels liegt gleich an der Stelle, wo sich die Ursprungsköpfe vereinigt haben, und hier lagert sich das Sarcoplasma breit an den Nerven an. Ein zweiter Kern findet sich oben, wo in der Seitengegend die Muskeln dieser Gruppe sich nähern; er liegt dicht hinter dem Ringmuskel mb_2, auch hier ist ein breiter Innervationsfortsatz zu sehen, der sich dem Hauptnerven anlegt. Andre Schleier dieses Muskels habe ich nicht beobachtet.

Zur Haut zeigt derselbe keine näheren Beziehungen, nur ungefähr mitten zwischen Pharynx und Dotterstock finden wir eine Anheftung, also dicht hinter dem vorderen Kern.

Vom mittleren Lateralretractor (M. retr. lat. med.) haben wir die beiden langen Köpfe schon kennen gelernt, die er mit dem vorigen teilt, auch seinen Ursprung müssen wir daher bis zur Basalfalte des Schwanzes zurückverlegen, zwei weitere Köpfe entstehen ihm noch an der Cuticula, etwa am Hinterrand des Ovar, der eine nur wenig, der andre beträchtlich lateral von den langen Köpfen (Fig. 2 *a*, 8 *z*, *aa*). Zuerst vereinigen sich die beiden langen Köpfe zu einer Faser, der sich dann die benachbarte und endlich die weitest lateral entstandene Faser anschließt. Nur sehr kurz ist der Verlauf bis zu einer Zwischeninsertion, die sich etwa im Äquator des Tieres in der Laterallinie findet. Von dieser ab tritt der Muskel dann glatt an der Seite in die Höhe, um fächerförmig am Cingulum von unten her bei Zelle 4 zu inserieren. Mit einer feinen Faser durchbricht er diese Zelle, in deren Plasma er sich tief einsenkte, und erreicht mit einem Zipfelchen über den Wimpern die dritte Cingulumzelle, während ein zweiter stärkerer Faden sich auf der Zelle C_4 ventral wendet, unter dem lateralen Sinnesorgan der Krone hindurch, sich außen um die Trochuszelle 1 biegt und auf der Innenseite der Trochuszelle 3 inseriert (Fig. 3 *a*, Taf. XXI).

Die Einzelheiten der Zwischeninsertion (Textfig. 20) gestalten sich folgendermaßen. Das dorsale Bündelchen, im wesentlichen die Fibrillen des dorsalen Kopfes, treten zuerst an die Epidermis, wo sie befestigt sind. Dort entsteht ein neuer Ursprung, der breiter als die Insertion sich dorsal über dieselbe ausdehnt $n_{1,2}$. In diesen neuen Kopf gehen einige weitest dorsal gelegene Fibrillen direkt über. Derselbe zieht

nun gerade nach vorn und kreuzt so den schräg dorsal gerichteten von Innen herantretenden Rest des hinteren Bauches, von diesem inseriert ein Teil gleich dorsal von dem beschriebenen Ursprung des vorderen Bauches, der andre zieht mehr vorwärts, doch ebenfalls dorsalwärts, und inseriert mit zwei Zipfelchen in der Höhe ungefähr des dritten bis vierten Ringmuskels. Bis dahin hat er sich vom vorderen Bauch schon ziemlich weit entfernt. Letzterer erhält dorsal noch vor der Kreuzung mit der letzterwähnten Insertionszacke einen kleinen accessorischen Ursprung n_3. Das Sarcoplasma liegt auch hier vorwiegend medial, die kontraktile Substanz ist bandförmig. Die Kerne finden sich, der eine für die Hinterstrecke dicht an der Zwischeninsertion, der andre für den Vorderteil dicht am zweiten falschen Ringmuskel. Der Schleier, der hier mit den Ringmuskeln gebildet wird, ist schon beschrieben und in Fig. 2 *a* dargestellt. Hinten gibt der Muskel in der Kerngegend einen breiten Innervierungsfortsatz zum Ganglion ovariale anterius ab.



Textfig. 20.
Die Zwischeninsertion des Musculus retractor lateralis medius links successive Querschnitte von hinten nach vorn vorschreitend. Rechts Gesamtansicht von der linken Seite. Links = ventral.

Auch dieser Muskel hält sich offenbar nur durch die Zwischeninsertion, die Eingeweide und die (falschen) Ringmuskeln in seiner Lage, weist aber sonst keine näheren Beziehungen zur Haut auf. An der Corona tritt er einwärts von deren Sphincter durch.

Der M. retractor lateralis superior ist der kürzeste. Sein Ursprung liegt dicht bei den vier Ringmuskeln, dorsal von der Seitenlinie, oft der Insertion des genannten Ringmuksels genau gegenüber. Von dort biegt er sich erst über die Magendrüse ventral, kreuzt am Hals die andern seitlichen Rückziehmuskeln, in dem er am weitesten einwärts liegt, hier krümmt er sich über den Pharynx nach vorn und begibt sich in nach ventral und

hinten convexem Bogen aufsteigend zur Insertion an die Trochuszellen 5 und 6, zwischen denen er sich mit zwei Endfasern, einer größeren ventralen und kleinen dorsalen befestigt.

Daß er noch eine Verbindung vom Retr. lat. inf. und med. erhält, wurde bereits erwähnt. Diese verhält sich folgendermaßen: Sie ist ein kleines laterales Teilchen des Inferior, den sie in dorsaler Richtung verläßt. Bei der Kreuzung mit dem Lateralis medius liegt sie außen, und es tritt ihr von diesem (in dem sie manchmal eine feine Falte hervorruft) ein feinstes Fäserchen bei. Dies Gebilde legt sich nun von unten an den lateralis sup. an. Ob sie mit diesem Muskel verschmilzt oder, indem sie ihn von außen umgreift, mehr oder weniger in eine Neubildung den Retractor lat. quartus, übergeht, konnte ich nicht entscheiden. Jedenfalls tritt vom Retractor lat. superior, gleich nachdem er von den andern Seitenretractoren die Verbindungsfaser erhalten hat, dorsal eine Anzahl von Fibrillen ab, die eine kurze Strecke über den Pharynx medial verlaufen und sich dann mit einigen andern Fasern zum Retr. lat. IV vereinigen. Von der Anastomose der Seitenretractoren löst sich noch eine sehr zarte Faser zwischen Medius und superior ab und verbindet sich, ein wenig dorsal und nach hinten verlaufend, mit dem ersten falschen Ringmuskel, dort wo dessen Kern liegt.

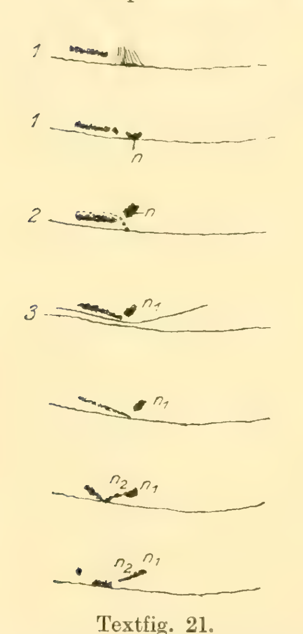
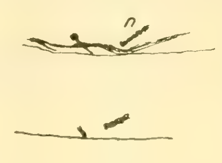
Im Durchschnitt erscheint die contractile Substanz des Retr. lat. sup. hinten bandförmig, wenn auch nicht sehr breit, das Sarcoplasma liegt einwärts. Oberhalb des Pharynx ordnen sich die Fibrillen zu einer engen Halbröhre (Fig. 8 *h* rechts), die sich allmählich noch mehr schließt. Diese Form wird beibehalten bis zur Teilung, wo sich die dorsolaterale Wand als Faser ablöst und der Rest, nur wenig ausgewölbt im Anfang, sich bald zur Insertion ausbreitet. Die Innervation findet statt, wo der Muskel sich um den Pharynx biegend dem Nervus princeps eng anliegt.

Insgesamt sehen wir also alle drei Muskeln des lateralen Retractorensystems etwa in Höhe des Pharynx dicht beieinander und sich dort überkreuzen, kurz vorher noch durch ein feines Fäserchen verbunden. Bei der Retractorenkreuzung liegt der inferior am weitesten außen, dann folgt der Medius, zu innerst dicht am Pharynx liegt der superior. Der Medius bleibt Medius, während sonst von der Kreuzung ab der Superior am weitesten ventral, der Inferior am weitesten dorsal zu liegen kommt. Die Kreuzung des Inferior und Medius liegt hinter der des Superior und Medius. Auf diese höchst komplizierte Stelle kommen wir beim Nerven zurück.

Auch den Dorsalretractor sahen wir im Schwanze bereits

entspringen, indem wir den dorsalen geraden Schwanzmuskel seinem System zurechneten. Durch eine Menge Fibrillen von der Basalfalte verstärkt, deren subdorsale Gegend dieser Ursprung einnimmt, zieht er als zweitstärkster Muskel des Körpers vor- und lateralwärts, dann in dorsolateraler Lage (Fig. 2 *a*, 8 *hh* und vorhergohende) gerade vorwärts und teilt sich in Höhe des Pharynx in zwei Fasern, von denen die eine lateral sich haltend am Cingulum (Dorsalrand der dritten Zelle) sich ansetzt, die andre medial liegend zwischen den Cingulumzellen 1 und 2 hindurch zur Kopfcuticula tritt, hier einem transversalen Muskel sich verbindend, den wir demnächst kennen lernen werden.

Kompliziert wird der Muskel durch accessorische Köpfe und Zwischeninsertionen. Ein hinterer accessorischer Kopf entspringt etwas seitlich vom After in der Hauptsache, also medial vom Hauptkopf und weiter vorn, nur ein kleines Fibrillenbündel hat den Ursprung bis zur Basalfalte zurückverlegt, wo es dicht neben dem Hauptkopf befestigt ist. Vorwärts nähert sich der kleinere Kopf dem Hauptzuge und tritt, noch deutlich von diesem getrennt, in die erste Zwischeninsertion ein (Textfig. 21).

Textfig. 21.
Successive Querschnitte durch die Zwischeninsertion des Musculus retractor dorsalis, n, n_1 usw. die Ursprungsfasern des vorderen Bauches.

Diese entsteht also so, daß zuerst der mediale kleine Kopf sich mitten zwischen dem sechsten und siebenten Ringmuskel anheftet und dort ein Faserbündel (*n* in der Textfigur) wieder entspringt, das einwärts tritt. Dann löst sich vom Hauptkopf ein Zweiglein, tritt zwischen den neuen Kopf und die Cuticula und befestigt sich an ihr etwas medial von diesem. Die große Masse der Fibrillen des Hauptkopfes zieht nach innen am Ringmuskel vorbei und inseriert sich in zwei Portionen. Die mediale Fibrille inseriert am weitesten hinten, die nächste lateral mehr kopfwärts, und so geht es fort, bis etwa die halbe Masse des Muskels verbraucht ist. Da an jeder Insertion sofort wieder ein Ursprung liegt, entspringt die mediane Faser am weitesten hinten und so fort. Die so entstandene schräge An-

heftungslinie reicht etwa bis mitten zwischen den zweiten und dritten Ringmuskel. Der laterale Anteil des hinteren Bauches zieht gerade vorwärts bis an den zweiten Ringmuskel und befestigt sich dicht hinter diesem mit querer Insertionslinie. Die beiden neuen Köpfe haben sich bis zum fünften Quermuskel bereits zusammengefügt.

Genau wo dieser Längsmuskel den Quermuskel kreuzt, entspringt lateral mit einem Zipfelchen über und einem unter dem Ringmuskel der seitliche Aufhängemuskel der Eingeweide (in den drei letzten Bildern der Textfig. 21 der Querschnitt am weitesten links).

Die zweite Zwischeninsertion liegt ungefähr am Oberrand des Pharynx, sie ist einfach, der neue Bauch tritt gleich in zwei annähernd gleich starke Fasern auseinander.

Nur die mediale von diesen erhält noch einen accessorischen Kopf, den wir auch als ein selbständiges Muskelchen ansehen können. Dasselbe entspringt dicht über dem dorsalen Sinnesorgan an der Medianebene, bleibt erst vorwärts gerichtet zwischen den Sinnesnerven, überkreuzt dann diese und schließt sich dem Retractor dicht unterm Cingulum an (Fig. 1, 2 *a*). Dies Muskelchen besitzt einen eignen Kern und verbindet sich mit einem kräftigen Schleier mit dem Sphincter coronae (Fig. 2 *b*). Es dürfte vergleichend anatomisch einem Rückziehmuskel des Dorsaltentakels entsprechen.

Ein Schleier (Fig. 50, Taf. XXIX) verbindetdas Sarcoplasma des M. retractor dorsalis dicht unter seinem inneren Ansatz mit dem der Pars coronaria dorsalis M. retractoris centralis.

Der Muskel ist mit sechs Kernen versehen. Auf der mittleren Strecke findet sich einer, in der Nähe des zweiten falschen Ringmuskels gelegen. Auf dieser Strecke ist die contractile Substanz bandförmig, das Plasma einwärts gelegen. Einen Innervationsfortsatz schickt er dem N. dorsalis entgegen, der dann eine Strecke weit vom ihm hinabläuft. Hier finden wir auch die Schleierverbindung mit dem zweiten Ringmuskel.

In den beiden vorderen Enden hat auf der größten Strecke die contractile Substanz einen sehr schmal bandförmigen Querschnitt, das Sarcoplasma liegt innen, ist nur an der Stelle, wo dicht über der Zwischeninsertion beide Fasern noch nahe beieinander stehen, stärker angehäuft; hier liegt auch der Kern, und von hier geht ein dicker Innervationsfortsatz ans Cerebralganglion.

Von dem hintersten Bauch hat der mediale Kopf seinen Kern kurz vor dem vierten echten Ringmuskel, also nahe der Insertion. Das Plasma liegt auch hier innen. Der kleine Ursprung vom Basalring

zeigt deutlich eine Verbindung mit dem Vesicalganglion (Fig. 2 *a* u. 44 *c*, Taf. XXVIII) an dem großen Kopf innen vorbei. Letzterer hat hier drei Kerne. Er liegt mit seinem Sarcoplasma nämlich eng der letzten Zelle des drüsigen Excretionsganges an. Am Vorder- und Hinterende dieser Strecke liegt je ein Kern. Ein dritter endlich findet sich weit vorn, nicht viel hinter dem des kleinen Kopfes. Hier und besonders in der Nachbarschaft der Excretionszelle ist das Plasma stark angehäuft, und vom letzten Ende der Häufung geht ein feiner Faden Plasma (Fig. 2 *a*) an das Vorderende der Schwanzdrüse, mit deren Membran sich so das Sarcolemm kontinuierlich verbindet.

Die Innervation erfolgt ebenfalls am Ganglion vesicale.

Den medialen Dorsalretractor nennen wir Retractor centralis; denn von seinem Ursprung am dritten echten Ringmuskel liegt er nur so nahe der Haut, als es die Eingeweide erzwingen. Vor dem Magen biegt er sich daher ins Innere, und die Muskeln beider Seiten treten leicht konvergierend in die Krone ein, hinter dem Pharynx legen sie sich eng an die Unterseite des Gehirns und inserieren an der Cuticula der Krone und deren Flimmerzellen. Die Insertion ist sehr kompliziert. Doch muß ich vorher noch erwähnen, daß ein kleiner Teil des Muskels auch noch oberhalb des zweiten echten Ringmuskels entsteht, nur durch diesen von dem übrigen Ursprung getrennt.

Der caudale Abschnitt (Pars somatica) des Muskels verhält sich wie ein reiner Leibeshöhlenmuskel. Er zeigt im Querschnitt die contractile Substanz in Hufeisenform, Öffnung nach dorsal außen; innen liegt das Plasma und quillt stärker nur an der Stelle des Kernes in der Höhe des zweiten bis dritten Ringmuskels vor. In der Krone wird die contractile Substanz fast zur Röhre geschlossen; doch kaum am Gehirn vorbei, splittert sich diese Wand auf, und der laterale Teil biegt sich nach außen, um unter der Cuticula angekommen in rein queren Verlauf überzugehen. Dieser hintere Teil setzt sich durch einen dicht hinter dem Gehirn aus dem Sarcoplasma austretenden dicken Innervationsfortsatz direkt mit dem Ganglion in Verbindung (Fig. 49 *b*, Taf. XXIX). Wie weit sarcoplasmatischer Zusammenhang mit den außen ihn kreuzenden Dorsoventralfasern besteht, kann ich nicht sicher sagen.

Eine merkwürdige Verbindung geht der Muskel insofern ein, als die Darmdrüse mit ihrem dorsalen Zipfel an ihm Befestigung gewinnt.

Der Rest der contractilen Substanz biegt sich wieder stärker zusammen, den entstandenen Defekt bald schließend, doch an der Epidermis angekommen, tritt nur die ventrale Hälfte der Röhre senkrecht heran zur Insertion (Fig. 2 *b*, 49 *b*), der dorsale Teil der Fibrillen biegt

nach innen und außen scharf um, die inneren Fasern des rechten und linken Muskels verbinden sich kontinuierlich, die quer nach außen verlaufenden legen sich denen des ersten Astes an, endlich gibt es noch Fasern, die kontinuierlich querüber ziehen, also weder in den Haupt- noch in den Seitenast einbiegen. So kommt ein Hautmuskel zustande der dicht hinter dem Trochus quer unter der Cuticula der Krone hinzieht, um hinter den Außenenden der Trochuszelle T_1 bauchwärts umzubiegen. Vom ventralen Ende der großen dorsolateralen Flimmerreihe verläuft er mehr mitten zwischen Cingulum und Trochus, nähert sich gegen die ventrale Mittellinie gebogen ersterem mehr und mehr, legt sich an C_6 angekommen auf die Vorderfläche dieser Zelle und inseriert größtenteils unmittelbar an der Flimmerbasis, ein letztes dünnes Streifchen biegt sich jedoch scharf einwärts, zieht unter den dünnen ventralen Teilen der Trochuszellen 5 und 6 durch und inseriert zwischen letzterer und T_7. Diesen Zug nennen wir hinten Pars coronaria oralis.

In der Seitengegend, vor der Zelle C_4, vereinigt sich mit ihm ein zweiter Ringmuskel, der etwas weiter dorsal dem Cingulum folgend, vor dessen Zellkörpern verläuft. In diesen zweiten hinteren Muskel gehen auch Fibrillen des medialen Teiles des Retr. dorsalis über (Pars coronaria dorsalis). Die ventrale Strecke, zu der sich der orale und dorsale Coronarteil des M. retractor centralis vereinigen, bezeichnen wir als Pars coronaria communis, das äußerste einwärts gebogene Ende als Pars reflexa.

Befestigungen scheinen im ganzen Verlauf des Muskels vorzukommen, am stärksten sind sie da, wo die gerade zur Cuticula ziehenden Teile des M. retr. centralis und dorsalis diese erreichen, der hintere Teil des Muskels findet dann noch über der Zelle C_3 dicht nebeneinander zwei kleine Befestigungen, wodurch ein kleines Tor entsteht (Fig. 3), eine weitere vor Zelle C_4 (dicht vor dem Sinnesorgan).

Das Plasma unsres Muskels liegt in diesem Kronenteil hinten an der Faser, die vielfach eine deutliche Rinne bildet. An der Stelle, wo der Hauptstamm sich teilt, bis zum vorderen Quermuskel bricht das Plasma gewissermaßen aus dem entstandenen Spalt hervor und tritt hinter dem kleinen Ast weit herab bis an den Hauptnerven, so einen mächtigen Innervationsfortsatz bildend (Fig. 46, Taf. XXVIII; Fig. 49, Taf. XXIX), in dem auch der Kern liegt

Schleierbildung finden wir dorsal zwischen der Pars coronaria dorsalis und oralis. Ein Schleier von schlanker, aber kräftiger Gestalt entspringt dorsal links von der Medianebene und verbindet sich rechts derselben mit der Pars oralis, der andre macht es umgekehrt. Die Kreuzung ist rechtwinklig und liegt der Pars oralis näher.

Zwei kleine Muskelchen möchte ich noch an das System des Retractor centralis anschließen, die in den seitlichen Teilen der Krone, etwa in der Gegend der Cingulumzelle C_3, die Pars coronaria communis überkreuzen. Da ich für dieselben nicht mit Sicherheit Kerne habe nachweisen können, möchte ich in ihnen keine selbständige Muskeln sehen[1]. Die eine derselben, Pars accessoria major, entsteht aus zwei Hauptfasern von der Cuticula (Fig. 3), die sich vor der Pars coronaria communis vereinigen. Die ventrale derselben setzt sich aus zwei Ursprüngen zusammen, einem kurzen, der hinter dem Flimmersaum von C_4 ,und einem längeren, der an der Dorsalseite von C_5 entspringt, und zieht dann an der Cingulumzelle c_2 entlang zur Vereinigung mit dem dorsalen Hauptteil.

Derselbe ist ebenfalls zweiköpfig, doch sind die Köpfe sehr kurz. Der eine kommt in fast senkrecht zur Pars coronaria communis gerichtetem Verlauf aus der Nähe des Cingulums, der andre diesem Muskel fast parallel aus der Nähe desselben von der Cuticula.

Das vereinigte Muskelbündel tritt dann vor der Pars coronaria, mit der es sich plasmatisch verbindet, vorbei zwischen den dorsalen und ventralen Trochuszellen hinziehend an die Trochuszelle T_7, an deren Dorsalseite es sich inseriert.

Das zweite Muskelchen, Pars accessoria minor, ist einfacher. Etwas auswärts von der Pars communis dorsal von dem ventralen Ursprung des vorigen entsteht es als dickes Fäserchen gerade vor der Cingulumzelle c_2 und zieht, den ventralen Kopf der P. accessoria major überkreuzend, quer gegen die Pars coronaria communis, biegt sich hinter ihr durch, wobei ungefähr die Hälfte der Fibrillen ventral gerichtet in diesen Muskel übergehen. Der Rest erreicht in fast querem Verlauf die Trochuszelle 5, an der er sich von außen inseriert.

4. Kleine Muskeln.

Nun haben wir noch eine Reihe von Muskeln zu erwähnen, die dorsoventral die Leibeshöhle durchsetzen, schicken aber ein eigenartiges Muskelchen voran, M. cutaneus dorsi, das wohl der Spannung der Rückenhaut dient. Es entsteht dies Muskelpaar dorsomedian kurz vor dem ersten wahren Körperringmuskel (mb_4), zieht seit- und vorwärts und inseriert geteilt an der Cuticula etwas vor dem Sinnesorgan, aber so weit seitlich wie die Retractores centrales. Hier liegt auch

[1] Es wäre nicht völlig ausgeschlossen, daß die oben als Co_{13} und Co_{14} bezeichneten Zellen mit diesen Muskelchen in Beziehung ständen und dann natürlich nicht als subcuticulare Elemente aufgefaßt werden dürften.

der Kern. Innervation wurde nicht beobachtet, doch verbindet ein Schleier das Muskelchen mit dem M. retractor dorsalis und zwar dessen ersten Teil md_5 dicht hinter dem Kern.

Etwas medial und hinter seiner Insertion finden wir den Ursprung einer Faser, die sich etwas geschlängelt einwärts und vorwärts biegt, nicht weit hinter dem Hirnganglion den Retr. centralis kreuzt, ihm lateral anliegend und nun konvergierend zum Pharynx zieht, sich an pessen Vorderrande an den Zellen E_{38} u. $_{42}$ inserierend: mo_4 (Fig. 32 *i*, Taf. XXVII; Fig. 2, Taf. XXI). Sie stellt also einen M. dorsopharyngeus dar. Ihr Kern liegt etwas dorsal von der Kreuzung mit dem mittleren dorsalen Retractor. Sie sendet zu dem Nerv des dorsalen Sinnesorganes einen Schleier, durch den ein feines, diesen Nerven bisher am Lateralrand begleitendes Fäserchen bogenförmig in sie übergeht.

Innerviert durch selbständigen Nerv vom Ganglion (Taf. XXIX, Fig. 49 *a*).

Wo sich der oberste Kern des Retr. dors. findet entstehen noch zwei Muskelchen, die Mm. dorsoorales anterior und posterior. Der letztere entspringt außen und verläuft der Vorderkante des Innervationsfortsatzes dieses Muskels entlang bis zum Gehirn, an dessen Seiten gerade ventralwärts, überquert außen den Retractor centralis (Fig. 49 *a*, Taf. XXIX) und zerfällt in zwei Hauptäste. An dieser Stelle, also ventral vom Retractor centralis liegt sein kernhaltiger Teil, dem N. pharyngeus dicht an (Fig. 2 *b*, 3 *b*, Taf. XXI).

Ein Teil des Muskels zieht nun wieder mehr vor und einwärts an die Rückwand der Mundbucht tretend (Pars palatina) und inseriert sich teils mit schräg vorwärts an diese Wand tretenden Fasern, besonders an den Zellen Ce_{10} u. $_{11}$, die sich hier nach hinten spitz ausziehen. Die Hauptfaser aber zieht allmählich divergierend nach vorn. Etwa in der Höhe des Kernes der Zelle Ce_0 angekommen biegt sie sich um die dorsalen Winkel der Mundbucht flach herum (Fig. 3 *a*, Taf. XXI). Nun durchquert sie die Leibeshöhle und zieht fast gerade an die Dorsalwand der Cingulumzelle C_5, der sie sich anlegt.

An dieser Stelle vereint sich die Faser noch mit mehreren andern, von denen die eine von dem dorsalen Außenwinkel der Mundhöhle kommt, wo ihr Ursprung etwas ventral und vor dem Bogen der vorher beschriebenen Faser liegt (Fig. 8 *c*). Die zweite kommt von der Trochuszelle T_5 und zwar deren Dorsalende, wo sie hinter und dorsal von der S. 565 beschriebenen kleinen Faser des Retractor centralis System ihre

Befestigung hat. Als vierte Faser tritt ein feiner Faden von der Trochuszelle T_3 ventral und rückwärts gerichtet dazu.

Die aus diesen Anteilen gesammelte Faser tritt an der Dorsalseite der Cingulumzelle C_5 schräg nach außen und hinten und dann zur Insertion an die Cuticula (Fig. 8 *d*, *e*, Taf. XXIII).

Der zweite Hauptteil behält die Richtung des Anfanges bei bis er auf die Seite der Mundbucht gelangt ist und biegt sich dann vorwärts, in den Retractor lateralis IV übergehend.

Dieser letztere Muskel *mq* (vgl. Fig. 8 *d*—*g*, 2 *b*, 3), den wir schon bei den Lateralretractoren erwähnten, entsteht so aus drei Teilen. Der erste ist die eben beschriebene Faser, der zweite, eine Faser von ziemlicher Stärke, nimmt etwa da ihren Ursprung wo der M. dorsopharyngeus inseriert, nämlich außen und hinten von der Zelle Ce_3, wendet sich nach außen und zieht dorsal und vor Ce_1 vorbei zur Vereinigung mit der vorigen. Die dritte Faser ist endlich die aus den Retractoren, doch geht von ihr nur ein feinstes Fäserchen in unsern Muskel über.

Diese letztgenannte Ursprungsfaser, der ein Kern dicht hinter dem Ganglion anterius des N. principalis anliegt, also nicht lange nach ihrer Ablösung aus dem M. retractor lateralis superior, löst sich bald in eine Anzahl Fibrillen auf. Die meisten derselben treten zwischen die Epithelzellen der Mundseiten, die sich zum Teil, besonders T_9 und Ce_4, in lange Zipfel gegen diese Fasern ausziehen. Letztere bilden so offenbar deren Retractoren (Fig. 20 *a*). Nur eine kleinste Faser (contractil?) tritt also in den Retractor lat. IV über.

Derselbe verläuft nun (Fig. 2 *b*, Serie 8) schräg vor und bauchwärts, parallel dem Retractor lateralis superior, tritt wie dieser, (dorsal von ihm) zwischen die Trochuszellen T_5 und $_6$ und inseriert zwischen diesen beiden Zellen (Fig. 3 *a*, Taf. XXI).

Die Funktion des Muskels ist wohl die Einfaltung der Krone.

Die Innervation wird am N. pharyngeus erfolgen, dem ja der Kernteil des Muskels unmittelbar anliegt. Vielleicht ist die laterale Wurzel dieses Nerven, die ja aus der Gegend des Principalisursprunges stammt, so zu deuten.

An dieser Stelle müssen wir noch den kleinen Musculus cerebralis erwähnen, der der Ventralfläche des Gehirns quer aufliegt und hier auch die spindelförmige Zelle hat, seine Fibrillen treten ventral am M. retractor centralis vorüber zum M. dorsooralis posterior (vgl. Fig. 53 *a*, Taf. XXIX).

Der M. dorsooralis anterior zieht erst parallel der inneren End-

faser des. M retractor dorsalis, dann biegt er sich vor dem Gehirn bauch- und vorwärts und inseriert ganz vorn an der Rückwand des Mundes. Sein Kern liegt wohl dicht dem Hirn an, wenigstens besitzt er auf der freien Strecke einen solchen nicht. Andernfalls müßte man den Muskel wohl als Teil eines andern ansehen, vielleicht des hinteren Retinaculum.

Der Muskel zeigt reiche Schleierbildung. Der stärkste Schleier ist der mit dem hinteren Retinaculum (Fig. 2 *b*, Taf. XXI), ein andrer läuft von der vorderen Strecke rückwärts zum Dorsooralis posterior. Ein dritter zieht fast transversal zur Cuticula. Etwa am Mundwinkel gibt er einen starken Schleier zur Pars accessoria major des M. retractor centralis ab. Ungefähr an derselben Stelle, wo dieser Schleier abbiegt tritt vom N. lateralis inferior eine Anastomose heran. Der Schleier zieht nun weiter seitwärts zum Kronenteil des M. retractor centralis, den er überkreuzt, um an der Vorderfläche der Zelle c_2 hinzuziehen. Auf dieser letzten Strecke gibt er noch eine Verbindung zum Kronenteil des M. retractor lat. medius ab, die aber sehr dünn ist. Von der Wurzel dieses Schleiers tritt endlich ein Faden zur Innenseite der Trochuszelle 3.

Mit ein paar Worten müssen wir hier noch die Gesamtverhältnisse der Muskulatur um die Mundbucht darstellen, von der wir schon manches kennen lernten (Fig. 2 *b*, 3 *b*, Taf. XXI).

Am dorsalen Teil haben wir die Längsfasern schon kennen gelernt; es waren zwei, mehr in der Mitte, kräftige Längsfasern, die aus dem M. extensor mallei hervorgingen und nicht weit heraufziehen: Partes palatinae; sie inserieren schon etwa auf ein Drittel der Länge dieser Wand (Fig. 21, 2 *b*). (Die weiter lateral gelegenen Partes coronariae des M. dorsooralis posterior inserieren ja überhaupt nicht an der Mundwand.)

Dagegen laufen seitlich gleich ventral vom Mundwinkel die beiden Partes laterales des M. extensor mallei bis an die Vorderfläche des Tieres herauf: Partes buccales (Fig. 3 *a*).

Beträchtlichere Längszüge haben wir an den Mundseiten sonst nicht.

Der dritte Zug pars descendens der vom Extensor mallei ausgeht, biegt sich ventralwärts ziemlich eng um den hintersten Teil der Mundbucht herum nur dicht vor den Klappenzellen des Mastaxeinganges vorbeistreichend und inseriert an den Zellen Ce_{13} des ventralen Mundbodens (Fig. 8 *f*, *g*). Dabei hat er an der Seite an der Mundwand zwei Zwischeninsertionen, dort, wo die Flimmerbündel der Zellen Ce_{5} u. $_{6}$

vortreten. Die Gesamtwirkung des M. extensor mallei auf Mund und Schlund wäre wohl Erweiterung des Pharynxeinganges, besonders seitlich (Wegziehen der seitlichen Klappe) und hinten (wobei ihn die Mm. dorsooralis post. und dorsopharyngeus unterstützen dürften) und eine Vorziehung besonders der dorsalen Pharynxteile mit den Mallei.

Zu den Zellen Ce_5 u. $_6$ ziehen auch noch andre Muskel, die von dorsal und seitwärts über den Pharynx kommen und wohl als Abkömmlinge des Transversus dorsalis pharyngis oder des M. abductor medius aufzufassen sind. Die ventrale dieser Fasern endet nicht an besagter Stelle, sondern hat hier nur eine Zwischeninsertion, und geht dann die Pars ventralis des M. extensor mallei kreuzend noch schräg vor und abwärts an der Pharynxwand bis in den Bereich der Zelle T_{11} (Fig. 2*b*).

Zum Austritt genannter Büschel zieht auch noch eine Faser des S. 491 nur erwähnten Fulcrooralis *mv*, der von der Seite der Lamina fulcri entspringt und dorsal und vorwärts gerichtet zur Mundbucht tritt. Die medialsten Fasern bilden ein mehr vorwärts ziehendes Bündel das an den Zellen Ce_{14} inseriert, weitere folgen als schmale Insertion am ganzen Ventralrand von *Ce*, und vermehren sich am Lateralrande wieder zu einem etwas kräftigeren Bündelchen. Die lateralen bilden ein weiterhin wieder geteiltes längeres Bündel, dessen innere Fasern zum Büschel der Zelle Ce_6 treten, während die lateralen eben am Flimmerbüschel von Ce_5 inserieren. Plasma und Kern liegen dicht am Ursprung auf der Vorderseite des Muskels (Fig. 2*b*, 8*h*, 31*f*, Taf. XXI, XXIII, XXVII). Die Wirkung des Muskels dürfte Erweiterung der Mundöffnung durch Niederziehen der Unterklappe sein. Dabei würde das Fulcrumende gehoben, also wohl der ganze Mastax zurückgedrückt, eine Bewegung, die der M. cutaneopharyngeus (vgl. S. 673), unterstützen wird. Beide wären also Antagonisten des M. extensor mallei.

Als letzte Faser sei hier der M. sphincter oris mo_0 erwähnt, ein dünner Muskel, der den Mund am Hinterende rings umgreift. Die unpaare mediane Zelle liegt als quergestellte Spindel an der Faser auf der Dorsalwand des Mundes (Fig. 8*f*). Nun tritt die Faser vor den Hälsen der Zellen Ce_2 und $_3$ um die Mundwinkel, liegt hinter dem Hals der Zelle Ce_1 dann dicht an den Klappenzellen, kreuzt die Pars buccalis des M. extensor mallei und die genannten, über den Pharynx kommenden Fasern, vor ihnen liegend, und inseriert dicht neben der Pars descendens M. extensoris mallei an der Zelle *Ce*. Die Wirkung dieses Muskels dürfte eine Verengerung des Pharynxeinganges sein.

An der Cloake finden wir zwei sehr kleine Muskeln. Der eine inseriert sich nahe der Mittellinie an ihrer hinteren Wand, kurz vor dem Übergang ins Integumentum commune, gehört also eigentlich mehr der Ringfalte an. Er liegt unter der Rückenhaut des Schwanzes und findet seinen Ursprung auch an dieser (Fig. 2*a*). Sein Kern liegt nahe der Insertion und von hier geht je ein feiner Innervationsfortsatz zum Ganglion vesicale mediale (Fig. 8*hh*—*ll*, Taf. XXII, Fig. 37*b*, Taf. XXVIII, Fig. 9, Taf. XXV).

Der zweite entspringt ebenfalls an der Rückenhaut des Schwanzes, aber lateral, er liegt neben dem dorsalen geraden Schwanzmuskel und inseriert sich neben diesem am Vorderrand der Basalfalte, schickt aber einen Fortsatz auf die dorsale Cloacalwand, der quer verlaufend nahe deren Mittellinie sich inseriert. Der Kern liegt in einer Sarcoplasmaansammlung nahe dem Kern des dorsalen geraden Muskelchens.

Von hier konnte ich ebenfalls einen feinen Innervationsfortsatz zu einer der kleinen Ganglienzellen des G. vesicale mediale verfolgen (vgl. Fig. 2*a* u. Fig. 45, Taf. XXVIII).

Die Cutaneovisceralmuskeln, die schon EHRENBERG sah, haben wir meist bereits kennen gelernt. Der hinterste derselben, M. cutaneo visceralis ml_3, entsprang an der Kreuzung des fünften Ringmuskels mit dem Retr. dorsalis lat., trat schräg ein-, bauch- und schwanzwärts. In der Höhe des sechsten Ringmuskels trafen wir den Kern. Dann teilt er sich bald in zwei Fasern, von denen die ventrale zum Ovar, die dorsale zum Magen tritt. Siehe diese.

Innervation wohl an den Eingeweiden?

Der zweite Cutaneogastricus entspringt etwas medial und hinter der Insertion des Sphincter corp. quintus, zieht diesem ungefähr parallel einwärts und etwas lateral an die Magendrüse; an deren Unterseite herabsteigend wir ihn trafen ml_2.

Innervation auch wohl vom Eingeweideplexus.

Der letzte Cutaneo pharyngeus ml_1 entspringt zwischen den ventralen Retractoren, etwas vor dem Dotterstock von der Haut wenig divergierend ziehen beide Muskelchen gerade der Stelle zu, wo der Oesophagus sich in den Pharynx einsenkt. Hier verbindet er sich mit dem M. fulcrooesophageus. Sein Kern liegt etwa auf der Mitte der freien Strecke (Fig. 8*m*—*s*; 36, Taf. XXVI; 1*b*, 2*a*).

Die Innervation habe ich nicht beobachtet.

Die Gesamtzahl der Muskelkerne ergibt also für das Sphincter-

system 22, für das Retractorensystem 40, für die kleinen Muskeln 24, gibt im ganzen 86 Muskelkerne,

E. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Ohne besondere Methoden ist, wie ich schon zur Einleitung der Arbeit bemerkte, natürlich eine genaue Kenntnis des Nervensystems unmöglich und da wir diese nicht angewendet haben, können wir auch nur die einzelnen Nerven und Ganglienzellen registrieren, über ihre Bedeutung aber nichts sagen, und so bleibt uns gerade das Lebenscentrum gewissermaßen tot. Entsprechend fassen wir uns so kurz wie möglich.

Da die Aufnahme und Effektorgane völlige zelluläre Konstanz zeigen, war von vornherein zu erwarten, daß solche auch im Nervensystem herrschen müsse. Das finden wir auch bestätigt.

Wir schreiten von der Peripherie zum Centrum vor und beginnen unsere Besprechung am Fuß, bemerken aber vorher, daß unser Befund gut mit dem von Hlava, S. 311, entworfenen Schema des Rotiferennervensystems übereinstimmt.

I. Das periphere Nervensystem.

1. Das Fußganglion.

(Fig. 9, 10, 11, Taf. XXV.)

Zuerst von Zelinka, 1888, bei den Bdelloiden aufgefunden, wird dies Ganglion neuerdings (1909, S. 99) auch für *Hydatina* von de Beauchamp erwähnt. Entsprechende Ganglienzellen zeichnet Hlava im Fuß von *Conochiloides*. Er sah bei dieser Form auch bereits die Seitennerven in das Ganglion übergehen.

Es ist medial auf der Ventralseite der Fußdrüsen gelegen und schmiegt sich gewissermaßen der Länge nach in die von diesen gebildete Rinne.

Am Ganglion können wir unterscheiden: einen mittleren unpaaren Teil, der sich hinten zwischen den Drüsenhälsen auf die Dorsalseite biegt, vorn in der Innenstruktur symmetrisch wird, in einen feinen medianen und die symmetrischen beiden Hauptnerven auseinanderweicht. Auf dieses Hauptstück des Ganglions legt sich jederseits eine hellere spindelförmige Zellmasse (Fig. 9, 10, 11), deren Hinterenden sich etwas nach außen biegen, und ganz ventral endlich liegt der Gesamtheit ein schlankes Zellenpaar auf.

Die hellen spindelförmigen Ganglien bestehen aus je drei Zellen

(Nd_{1-3}), deren runde helle Kerne der Reihe nach hintereinander liegen. Das Plasma läßt deutliche Vacuolen erkennen, und so hat der ganze Komplex große Ähnlichkeit mit den zu den Sinnesorganen gehörigen Zellen und wenn mir der Nachweis eines Sinnesorganes an der Zangenbasis gelungen wäre, das mich auch die wie tastenden Bewegungen vermuten ließen, welche das Tier oft unaufhörlich mit dem Schwanze ausführt, so würde ich nicht an der Deutung der fraglichen Elemente als Sinneszellen zweifeln. So mag ihre Bedeutung dahingestellt bleiben. Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß in den Querschnitten die geraden ventralen Schwanzmuskeln sich bis zum Berühren nähern, so daß eine Innervation derselben an dieser Stelle wahrscheinlich wurde, doch dürften daran die hellen Zellen selbst unbeteiligt sein.

Ventral liegen den eben besprochenen Teilen zwei schlanke Zellen auf, mit schmalem länglichen Kern (Nd_4), eine auf jeder Seite der Medianebene. Ihr spindelförmiger den vorigen gegenüber stärker färbbarer Leib geht in einen distalen Fortsatz über, der sich zwischen den hellen Zellgruppen rückwärts biegt und mir in der kleinen dorsalen Papille zu enden schien, die wir bei der Besprechung der Schwanzepidermis erwähnten und der daher irgendeine Sinnesfunktion zukommen dürfte.

Der Hauptteil des Ganglion besteht zunächst aus einem Strang von vier Zellen (Nd_5—$_8$), die sich tief in die Bucht zwischen den Fußdrüsen einschmiegen und von denen die letzte an der Stelle liegt, wo sich der Drüsenkörper zum Hals verengt. Sie hat mithin ihren Platz schon weiter dorsal als die übrigen. Von diesen ist der vorletzte Kern auch deutlich median, während der erste und zweite, wenn sie auch meist deutlich hintereinander liegen sich doch als ein rechter und linker meist gut unterscheiden lassen.

An diese Reihe schließen sich hinten zwei Zellen, die den Hälsen der Drüsen dorsal anliegen und deren Plasma breit mit dem der geraden und schrägen Rückenmuskeln sich verbindet, deren Innervation wir hierdurch bewirkt erachteten. (Fig. 9 Nd_9.)

Nach vorn schließt sich ein symmetrisch gebauter Zellkomplex an die Mittelreihe an. Zuerst zeigt sich jederseits ein Kern (Nd_{10}) in den äußersten ventrolateralen Ecken des Querschnittes. Er ist gestreckt und auch im Querschnitt elliptisch. Die beiden folgenden Paare (Nd_{11} u. $_{12}$) liegen dorsal eng aneinander und sind von Gestalt kugelig. An dem Vorderende dieser Zellen treten dann die beiden Hauptnerven aus dem sich zweihörnig ausziehenden Ganglion und zwischen beiden Hörnern findet sich noch ein feiner medianer Nerv.

Der ganze eben beschriebene Hauptteil des Caudalganglions zeigt denselben dunkleren Farbton in den Präparaten, wie wir ihn bei dem medioventralen Spindelzellenpaar Nd_4 gefunden hatten.

Der aus dem Ganglion nach vorn hervorgehende Mediannerv enthält einen großen Kern mit wenig Plasma (Nb_2), der sich nur blaß färbt. Das Stämmchen zieht gegen den Blasenhals, wo es sich kurz gabelt und mit zwei kleinen Zellen mit kleinen rundlichen, ziemlich stark färbbaren Kernen (Nb_1) sich zu verbinden scheint, Gangl. vesicale medium. Von hier aus werden dann die unteren Cloacalsphincteren innerviert und hierher schicken auch die kleinen Cloacalmuskeln der Körperwand Fortsätze, die von der Kerngegend ausgehen, also zweifellos Innervationsfortsätze sind (Fig. 37*a*, *b*; Fig. 45, 8).

Zwischen den annähernd parallel an der Unterseite der Cloake hinziehenden Innervationsfortsätzen erhebt sich von der Cloakenwand ein kleines Säckchen mit Kern, dessen Bedeutung ich nicht ermittelt habe.

Ich will natürlich durchaus nicht behaupten, daß mit dem Angegebenen die Beziehungen der mittleren Nerven erschöpft sind.

2. Der Nervus principalis.

(Fig. 2*a*, Taf. XX.)

Die Hauptnerven ziehen ebenfalls gegen die Blase, sind aber etwas mehr ventral und natürlich lateral gerichtet. Wo sie die Blase erreichen, gehen sie in das Ganglion vesicale über. Die Strecke zwischen Ganglion caudale und vesicale trägt einen schlanken Zellkern (Np_0) in einer leichten Verdickung körnigen Plasmas. Derselbe kann bald dicht am G. caudale liegen, dem er dann anzugehören scheint, und das sich dann ganz allmählich zum Nerven verjüngt; er kann aber auch an jeder beliebigen andern Stelle der genannten Strecke liegen bis dicht an das G. vesicale.

Die Blasenganglien (Fig. 37, 38, 43, 44, Taf. XXVIII), liegen der Blase hinten und seitlich auf und sind, während der Nerv etwa von der Mitte des Grundes gegen den Scheitel über den längsten Umfang der Blase hinzieht vom Nerven aus mehr gegen den Rücken entwickelt.

Die Ganglien sind asymmetrisch, da das linke stets einen Kern mehr enthält als das rechte.

Besprechen wir zuerst die vier beiden Seiten gemeinsamen Zellen. In die Hauptbahn des Nerven eingeschaltet, bald mehr hinter, bald mehr nebeneinander finden wir zwei ovale Kerne (Nc_1 u. $_2$) mit undeutlichem Nucleolus und wenig Plasma, die hier die Nervenfasern

etwas auseinander drängen (Fig. 37*a*, *b* usw., Taf. XXVIII). An diese Zellen schmiegt sich dorsal eine solche mit mehr rundlichem Kern, die einen langen Fortsatz über die Blase auf die Seitenwand des Uterus sendet, wo er an dessen unterem Ringmuskel tritt. Es dürfte aber mit der Innervation dieses letzteren die Leistung der Faser nicht erledigt sein, die wohl als sympathische noch weitere Verbindungen mit Eingeweidemuskeln eingehen wird. Auch der obere Cloakensphincter erhält von hier seine Innervation. Ob die Zelle noch andre Äste zu den Eingeweiden abgibt, habe ich nicht ermittelt (Fig. 37 Nc_3, Taf. XXVIII, Fig. 4, Taf. XXI).

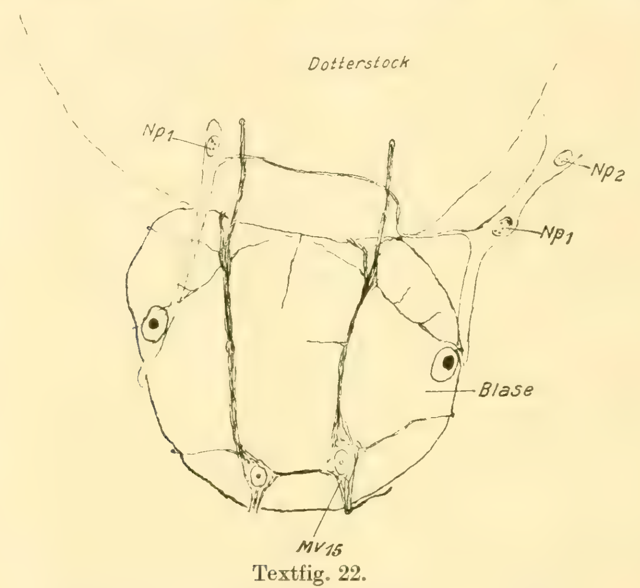
Am meisten vom Ganglion hat sich die dorsalste Zelle emanzipiert, die ebenfalls einen runden Kern besitzt, aber etwas weiter lateral liegt als die andern. Sie verbindet sich mit dem hinteren Bauch des Retractor dorsalis und zwar sowohl mit dessen dreizelligem Hauptkopf als auch mit einem schlanken Fortsatz des kleineren dorsaleren Kopfes, der zum Durchtritt die Lücke zwischen hinten und innen Cloake und Blase, vorn Excretionsgang, lateral Hauptkopf desselben Muskels benutzt. Hier haben wir also die Innervation dieser Muskeln (Fig. 37*b*, 43, 44*c* Nc_4).

Die nur der linken Seite angehörige Zelle liegt an der Stelle, wo der Nerv von hinten in das Ganglion eintritt (Fig. 37*b*, 43 Nc_5), sie hat einen rundlichen Kern, der aber etwas kleiner ist als der in den letztgenannten Zellen. Die Bedeutung der Zelle ist mir nicht klar.

Als Verbindungen des Ganglion vesicale wären noch folgende zu erwähnen. Über die Hinterfläche der Blase erreicht ein Innervationsfortsatz der hintersten Zelle des M. retractor ventralis aus dessen Kerngegend das hinterste Ende des Ganglions, man kann vielleicht besser sagen, den Nerven ehe er das Ganglion verläßt (Fig. 37*a* nc_1, 44*b*). In Fig. 44*a* liegt hier noch der Kern, den wir von der Strecke zwischen beiden Ganglien beschrieben. Ob sich diesem Fortsatz vom Mh_2 noch ein solcher vom mh_1 anschließt, so daß die Innervation dieses Muskelchens hier in dessen Kerngegend zustande käme und nicht im Caudalganglion, mag einstweilen noch nicht sicher entschieden werden. Ferner finden wir ungefähr in der gleichen Gegend eine Commissur zwischen beiden Hauptnerven (Fig. 43 nc_2, Taf. XXVIII).

Der Verlauf des Nerven über die Blase, den Fig. 37 darstellt, haben wir ja schon geschildert. Wenn er sich von der Blase abhebt, kommt er bald in den schmalen Raum zwischen Geschlechtsapparat und Körperwand, indem er weiter nach vorn zieht. Er liegt hier in der Nähe der Ursprünge der M. retractores laterales inferior et medius

(Fig. 1*b*, 2*a*, Taf. XX) und zwar zunächst dorsal von dessen langen Köpfen, die jedoch auch bald außen den Nerven überkreuzen, der so auf die ventrale Seite der Lateralretractoren gerät (etwa mitten zwischen Blase und Keimdotterstock, doch können bei den häufigen Biegungen der Muskeln die Verhältnisse etwas variieren). Kurz ehe der Nerv den Keimdotterstock erreicht, sind dicht hintereinander zwei Ganglienzellen in seinen Verlauf eingeschaltet (Np_1 u. $_2$), die mit ihren schmalen, des Nucleolus entbehrenden Kernen durchaus an Nc_1 und $_2$ des Blasenganglions erinnern. Dicht hinter den genannten Zellen finden wir



Textfig. 22.
Vorderseite der mäßig gefüllten Harnblase mit den Muskeln.

nun wieder eine Commissur zwischen beiden Hauptnerven, die in Fig. 8*aa bb* Np^1 kenntlich ist und die ich aus einem dicken Frontalschnitt in der Textfig. 22 abgebildet habe. Dieselbe muß sich in eigenartiger Weise um die von der Blase zum oberen Genitalsphincter aufsteigenden Muskelchen (siehe Eingeweidemuskulatur) herumkrümmen.

Die genannten beiden Ganglienzellen bezeichnen wir als Ganglion ovariale posterius.

Dasselbe bietet noch einige wichtige Verbindungen.

Die erste derselben ist die mit dem M. retractor ventralis, der aus der Gegend seines mittleren Kernes schräg nach hinten und außen einen dicken Innervationsfortsatz zu unserm Ganglion sendet (Fig. 1 u. 2*a*). Die andere Verbindung geschieht dicht vor dem Ganglion mit

dem M. retractor lateralis inferior, dessen Sarcoplasma sich hier breit dem Nerven anlegt. Ob noch eine Verbindung mit der Muskulatur des Keimdotterstockes statthat, konnte ich nicht feststellen.

Des weiteren biegt sich nun der Nerv um den Keimdotterstock, den M. retractor lateralis medius in seinem etwas dorsal gerichteten Zuge begleitend und mit seinem Sarcoplasma verbunden. An dieser Stelle finden wir im Nerven wieder einen Kern, das Ganglion ovariale anterius (Np_3). Dann verläßt der Nerv den Muskel und liegt zwischen M. retractor lateralis medius und inferior, welch letztem er sich nähert bis er an der Stelle der lateralen Retractorenkreuzung wieder in innige Beziehung zu beiden Muskeln tritt.

Dort, wo der Nerv den fünften Sphincter corporis kreuzt, haben wir eine wichtige Innervationsstelle. Es verdickt sich dessen Plasma hier nämlich zu einer viereckigen Anhäufung, von der die Hinterseite vom M. sphincter V, die ventrale Kante vom Nerven gebildet wird, während in die freie dorsoanteriore Ecke der Innervationsfortsatz des M. sphincter corporis IV eintritt.

Auch mit dem Sphincter III scheint an der Kreuzung Kontinuität zu bestehen.

Weiter vorn kommen wir nun an eine Stelle, die mit die größten Schwierigkeiten einer sicheren Analyse bietet, das ist die Gegend der seitlichen Retractorenkreuzung. Die Verhältnisse dieser Gegend müssen wir kurz rekapitulieren. Relativ wenig trägt zur Komplikation der zweite Sphincter bei, der etwas weiter hinten verläuft und hier auch seinen Kern hat, nur die Schleierverbindung mit dem Sphincter I kommt in den fraglichen Bereich. Ebenso gehört der breite Innervationsfortsatz mit dem der M. retractor lat. inferior sich dem Nerven anlegt einer hinteren Gegend an und reicht kaum in das zu besprechende Gebiet und der Muskel selbst hält sich an der fraglichen Stelle bereits so nahe an die Cuticula, daß er dem eigentlichen Geflecht entrückt ist, das gleiche gilt von seinem Ast zum Cingulum.

An der Retractorenkreuzung selbst liegt nun bekanntlich der letztgenannte Muskel am weitesten außen, in der Mitte der M. retractor lat. medius und zu innerst der superior. Dazu kommt die Anastomose, die vom inferior außen zum medius, superior und endlich in den quartus übergeht, so wie des letzteren Kern und Befestigungsfibrillen und weiter der M. sphincter corporis primus und seine Spaltung in seine beiden Hauptäste.

Wenn schon die Sarcoplasmen dieser Muskeln mit ihren Fortsätzen und Verbindungen das Bild sehr komplizieren, so kommt weiter

der Innervationsfortsatz des M. sphincter coronae hinzu, der zunächst außen vom Excretionssystem caudal verlief, nun sich aber auf dessen Innenseite biegt und in fast dorsoventralem Verlauf sich dem Sarcoplasmagewebe am Nerven verbindet. Auf die Verbindung (der Fig. 47 u. 48) zwischen Pharynx und dieser Stelle sei nur hingewiesen.

Das Verhalten des Nerven auf dieser Strecke ist nun folgendes. Nachdem er sich vom Sarcoplasma des M. retractor lat. inferior befreit hat, tritt er an die Innenseite des Ventralrandes vom Medius. Hier verbinden sich ihm zwei außen um letzteren Muskel herumkommende Nervenäste, der Ramus sensualis lateralis (np^1) und der Ramus dorsalis (np''). Gleich darauf ist ihm eine kleine Nervenzelle mit Kern ohne deutlichen Nucleolus angelagert (Np_4) (Fig. 2*a*, Taf. XX, 47*a*, Taf. XXVIII).

Nun tritt der Nerv in mehr dorsalen Verlauf ein. Die kleine Ganglienzelle (Ganglion genus) bezeichnet so sein Knie. Von diesem geht erstens eine lange feine Faser (Ramus ventralis) in der Richtung auf den retractor ventralis hin, über die Vorderseite des Pharynx hinwegziehend. Das Ende dieser Faser konnte ich nicht sicher ermitteln.

Des weiteren liegt nun der Nerv außen vom M. retractor lateralis medius. Der M. sphincter primus kreuzt schräg vor dem Nerven herüber, weiter dorsal liegt er an dessen Außenseite.

Gleich vor dem Knie gabelt sich der Nerv und gibt nach innen einen Ramus internus ab (np'''), der schräg dorsal verlaufend, ventral am M. retractor lat. medius vorbeitritt, dann einen Kern (Np''') ohne deutlichen Nucleolus hat, und die Richtung fortsetzend zum M. extensor mallei des Pharynx tritt (Fig. 47 *b*, Taf. XXVIII).

Mit der Strecke des Nerven vom Knie bis zum Dorsalrand des M. retractor lat. medius stehen viele Muskelsarcoplasmen in Verbindung, nämlich die beiden dorsalen Seitenretractoren, der Sphincter coronae und corporis primus, der Retr. lat. quartus, endlich ein Schleier, der den M. retractor ventralis mit dem Muskelgeflecht der Seitengegend verbindet, einen kleinen Kern (Np_8) und, wenigstens im dorsalen Teil, eine sehr feine Muskelfaser enthält, einen Ast des Sphincter primus, der später zur Unterlippe abbiegt. Dieser Schleier liegt ebenfalls auf der Vorderseite des Pharynx, medial von dem oben beschriebenen Ramus ventralis, den er an Stärke weit übertrifft (Fig. 47 *b*, Taf. XXVIII, 48, Taf. XXIX Np_8).

Nach der Kreuzung mit dem M. retractor lat. medius tritt der Nerv in das dreizellige Ganglion anterius ein. Zwei Zellen mit ovalen Kernen, deren Grenzen nicht nachzuweisen sind und die keinen deutlichen Nucleolus besitzen, liegen eng dem Nerven an. Die dritte besitzt einen

runden Kern und hat sich auf der Medianseite deutlich vom Nerven emanzipiert (Fig. 47 *b* Np_{5-7}, Fig. 46 Np_5 und $_6$, Fig. 8*g*).

Von diesem Ganglion tritt noch eine dünne Anastomose über den Dorsalrand des M. retractor lat. medius zum Ramus internus (Fig. 47 *b*).

Der vorderste Teil des Nerven tritt nun von ventral außen dorsal und einwärts an das Ganglion cerebrale in das er hinten, auswärts vom M. retractor centralis, eintritt. Diese Strecke ist frei von Ganglienzellen, doch tritt einer der mächtigsten Innervationsfortsätze, wenn nicht der mächtigste des ganzen Körpers, der der Pars coronaria M. retractoris centralis, von vorn an diese Stelle des Nerven (Fig. 46 Mc_2, Taf. XXVIII, Fig. 49*b*, Taf. XXIX).

Was die Äste unsres Nerven in der vorderen Strecke betrifft, so beginnt der R. sensualis lat. mit dem seitlichen Sinnesorgan (Fig. 2 *a*, Taf. XX). Dasselbe liegt in der Seitenregion des Tieres zwischen den Sphincteren V und VI, dicht neben der Subcuticularzelle Cb_{20}, hier finden wir eine kreisförmige Öffnung in der Subcuticula mit verdickten Rändern, aus der ein Busch feinster starrer Härchen vorragt. Diese dürften einer Zelle angehören, die langgestreckt von vorn und ventral an die betreffende Stelle herantritt, einen runden Kern und im distalen Teil eine Vacuole enthält. Der proximale Teil geht, langsam sich verjüngend, in eine Nervenfaser, eben den R. sensualis, über.

Dieser zieht nun bauch- und überwiegend kopfwärts gerichtet an der Außenseite des Excretionsstammes vorbei; auf die Außenseite des M. retractor lat. medius, um dessen Ventralkante biegend er sich mit dem N. principalis vereinigt. Eine direkte Verbindung mit dem Gehirn besteht also nicht, wie Plate ganz richtig vermutet hat.

Der Ramus dorsalis, der an dieser Stelle aus dem Hauptstamme entspringt, zieht steiler rückwärts, ebenfalls an der Außenseite der Muskeln und Excretionskanäle hin, bis er den Schleier zwischen M. retractor dorsalis und sphincter secundus erreicht, an dessen Ventralrand er bis zum Muskel und noch an diesem zu verfolgen ist. Er ist sehr dünn und zellenlos.

Über den R. ventralis ist alles gesagt.

Der aus zwei Wurzeln entstandene R. internus tritt also zum Pharynx (s. o.). Ob sein Hauptast am M. extensor mallei endet (oder noch auf die Rückseite des Mastax sich fortsetzt), kann ich nicht bestimmt sagen. Zweifellos gibt er eine Faser ab, die in der Seitengegend des Mastax ventral von genanntem Muskel nach hinten läuft, deren Ende ich aber bisher nicht feststellen konnte.

3. Nervus und Plexus pharyngeus.

Einen weiteren großen Nerv sendet das Gehirn von seiner Ventralseite aus. Es ist der N. pharyngeus. Dieser Nerv tritt mit zwei Wurzeln aus, einer dicken, die medial von den retractores centrales liegt, und einer dünneren lateralen. Beide vereinigen sich bald, und der Nerv teilt sich sogleich.

Die Richtung beider Äste ist eine vorwiegend dorsoventrale. Der stärkere laterale Ast weicht etwas mehr zur Seite und umgreift die Mundbucht. Er innerviert offenbar die Zellen t_{1-16}. Besonders an t_1 ist diese Verbindung gut zu sehen. Wenn von den größeren Zellen der Mundbucht noch eine Anzahl sich mit dünnen Zipfeln in diese Gegend und etwas weiter nach hinten auszieht, so gilt dies wohl in erster Linie einer Befestigung an dem M. retractor lateralis quartus und damit am medius.

Eine Commissur finden wir zwischen beiden Nerven. Es handelt sich um eine spindelförmige Zelle, die der Vorderfläche der Muskelzelle des Sphincter oris aufliegt (*Ne*). Die Fasern aus diesem bipolaren Element begleiten nach jeder Seite die des Muskels bis vor den Zellen Ce_2 und $_3$ vorüber, um dann in den Nervus pharyngeus umzubiegen.

Der Innenast zieht direkt an die Wand der Mundhöhle und wendet sich hier nach hinten. Mit einem Bogen umzieht er dorsal den M. sphincter oris, läuft dann auf der Rückseite über die beiden großen Zellen Ce_2 und $_3$ und den Hals von E_{42}, um den Plexus pharyngeus dorsalis zu erreichen. (Daß der Pharynx durch einen an die Dorsalseite herantretenden Nerven innerviert wird, finden wir bereits von Masius für *Asplanchna* angegeben.)

Dieser Plexus besteht aus einem Hauptzuge, der in der Richtung unsres Nerven auf der Pharynxrückseite nach hinten zieht. Den M. adductor posterior kreuzt er rechtwinklig, teils ventral, teils dorsal hinziehend (Fig. 32 *l*), begiebt sich an die Ventralseite des Transversus und tritt nun zwischen Caudae manubrii und dem Mittellappen des Pharynx, schräg bauchwärts und medial sich wendend, in das große Pharynxganglion ein, das beim Mastax beschrieben ist (Fig. 32 *i—m*).

An diesen Hauptstrang lehnt sich dorsal, quer über den Abductor dorsalis liegend, eine dicke Bipolarzelle, die wir als Sinneszelle des dorsalen Pharynxsinnesorganes bereits kennen lernten TN_3. Weiter zieht ein feiner Nerv mit Ganglienzellchen (Pn_1) vom Hauptstrang schräg caudal und medianwärts zum vordersten Ende der unpaaren medianen Strecke des M. adductor posterior. An dieser läuft der Nerv herab;

wie er endet, sah ich nicht. Ein andrer Zweig zieht vor- und auswärts zu M. abductor posterior und enthält ebenfalls eine kleine Ganglienzelle Pn_2. Der Nerv scheint nur diesen Muskel zu versorgen. Endlich tritt ein feines zellfreies Nervchen an der Außenseite des M. transversus nach hinten, wo es sich mit der kleinen hinteren Ganglienzelle des Oesophagus verbindet (Fig. 32 *l*, 31 *f*).

Mehr Verbindungen des hinteren Plexus habe ich nicht nachweisen können, doch glaube ich wohl, daß noch mehr bestehen werden. Am wichtigsten ist zweifellos die so vermittelte Verbindung mit dem Ganglion pharyngeum.

Das Ganglion selbst wurde ja beim Pharynx beschrieben und seine einzelnen Zellen (22) aufgezählt, auch erwähnt, daß letztere peripher liegen und die Fasermasse central. Dieselbe verbindet sich also, indem sie dorsal seitlich durch eine Lücke des Zellmantels austritt, mit dem Plexus pharyngeus dorsalis. Anderseits scheint sie mir auch eine Faserung aus dem ventralen Teil seit- und vorwärts, in die Gegend der hier gelegenen Ganglienzelle (?) Pn_5, zu entsenden.

Außer den bereits beschriebenen Zellen haben wir am Pharynx noch folgende Ganglienzellen.

Pn_4 liegt außen auf dem M. extensor mallei hinter dem M. abductor dorsalis (Fig. 32 *i*, 31 *a*) und schickt unter diesem Muskel durch eine Verbindung auf dem M. extensor vorwärts zum Ramus internus N. principalis. Leider konnte ich eine Verbindung mit dem Plexus posterior nicht sicher feststellen.

Das gesamte Pharynxnervensystem steht also sicher größtenteils mit dem Nervus pharyngeus in Zusammenhang, teilweise auch mit dem N. principalis, ob vielleicht ganz und gar mit beiden, das konnte nicht sicher entschieden werden.

Als Zellen des Pharynx von unsicherer Bedeutung seien hier noch folgende erwähnt:

Vorn und ventral auf dem Pharynx, der Ventralfläche der Bullarzelle und E_{22} anliegend, finden wir eine Zelle von spindeliger Form, die im Frontalschnitt sich elegant geschweift präsentiert (Pn_6) und mit einer feinen Spitze zwischen die Muskeln und Epithelzellen eindringt. Ich glaube nicht, daß sie sich mit der oben erwähnten Zelle Pn_5 verbindet und mit dem Pharynxganglion in Zusammenhang steht. Ihr äußeres Ende zieht sich auf der Muskulatur seitwärts. Eine nervöse Verbindung konnte ich auch an diesem Ende der Zelle nicht finden, und diese dürfte also nicht nervös sein. Was sie aber dann bedeutet, ist mir noch fraglich. Ihr Habitus ließe an eine Epithelzelle

denken, doch wüßte ich nicht, welcher Oberfläche sie angehören sollte.

Diese acht sicheren Ganglienzellen + zwei unsicheren (Pn_5) + den beiden vermutlich nicht als nervös auffaßbaren Pn_6 sind schon als im ganzen 12 unter der Rubrik Ganglienzellen beim Pharynx mit verrechnet.

Das zweite große hintere Nervenpaar (*Nf*) des Gehirns sind die Nerven vom dorsalen Sinnesorgan (= Dorsaltentakel andrer Rädertiere).

Der Bau des Sinnesorganes gleicht durchaus dem des Seitensinnesorganes am Rumpf. Auch hier handelt es sich um eine annähernd kreisförmige von einem cuticularen Ringe umgebene Öffnung, aus der ein Büschel starrer, divergierender, feinster Härchen hervortritt. Während aber als Erzeuger der letzteren im Seitenorgan nur eine Zelle gegenwärtig war, finden wir hier mehrere.

Gleich hinter der Cuticularöffnung finden wir nämlich miteinander verschmolzen den Beginn von zwei starken, sofort spitzwinklig divergierenden Nerven. Ist schon die periphere Strecke derselben dick, so schwellen sie nach etwa einem Drittel des Verlaufes zum Gehirn noch beträchtlicher an und enthalten hier jeder vier längliche Kerne, die wir wohl als Nuclei der Sinneszellen ansehen dürfen. Dann geht der Nerv im proximalen Drittel wieder auf ungefähr dieselbe Stärke zurück, wie im distalen. Dicht vor seinem Eintritt ins Ganglion findet sich noch ein Kern.

Die Richtung des Nerven ist aus den Präparaten schwer genau zu ermitteln, da er infolge der Kontraktion der Tiere oft geschlängelt erscheint. Wesentlich scheint mir, daß er vom Sinnesorgan zunächst stärker einwärts tritt, später stärker vorwärts gerichtet ist, so daß der distale Teil einen nach hinten unten convexen Bogen macht. Ferner scheint in der Regel die beim Auseinanderweichen beider Nerven eingeschlagene Richtung weiter beibehalten und so ein größerer Abstand erzielt zu werden als der Distanz der Eintrittsstellen der Nerven ins Gehirn entspricht. Dadurch müssen die Nerven im proximalen Teil nach einem stumpfen, lateral convexen Bogen wieder konvergieren (Fig. 1).

Daß der Nerv außen von einem feinsten Muskelchen begleitet wird, und daß dieses sich dann dem Musculus dorsopharyngeus verbindet, wurde bereits bei den Muskeln erörtert.

Ein weiteres Paar Nerven, wenn wir es so nennen wollen, gibt das Ganglion am Hinterende ab. Zwei dicke Plasmabrücken treten nämlich vom Sarcoplasma des M. retractor centralis schräg vor- und

einwärts konvergierend (Fig. 1 *Mb*) zum Ganglion. Etwas außen von ihnen zieht jederseits ein feiner Plasmafaden vom M. dorsopharyngeus auf der Rückseite des M. retractor centralis, ebenfalls mit dem der andern Seite konvergierend, zum Ganglion.

4. Die übrigen Gehirnnerven.

Die übrigen Nerven, die vom Gehirn ihren Ausgang nehmen, sind etwas schwieriger zu behandeln, da sie bei großer Feinheit oft in ihren Endabschnitten so zwischen andre Zellen geraten, daß sie nicht klar zu verfolgen sind. Ferner ist es natürlich fraglich, ob jedes vom Gehirn wegziehende Fädchen ein Nerv ist. Immerhin ist dies von keinem derselben sicher auszuschließen, und so beschreiben wir sie alle hier bei den Nerven[1].

Die Menge feiner Fäden, die sich hier im vorderen Teil der Krone zeigen, nach allen Seiten vom Gehirn ausgehend, ist schon früheren Forschern aufgefallen, und es wurde die Anschauung ausgesprochen, daß vielleicht alle Wimperzellen innerviert sein möchten. Das erscheint mir nach meinen Präparaten unwahrscheinlich. Immerhin stehen einzelne Zellen mit Flimmerapparat, die soies sensorielles von DE BEAUCHAMP,. unsre Zellen C_{1-3} und Co_9, zweifellos in direkter Verbindung mit dem Gehirn, ebenso die Zellen t_{17} und $_{18}$. Im ganzen sind noch 14 »Hirnnerven« zu beschreiben, zwei mediale und sechs Paare von sehr verschiedenem Habitus; wir betrachten sie in topographischer Reihenfolge von der Mitte nach außen. Als mediane Nerven bezeichnen wir einen unpaaren ventralen und dorsalen, beide nach vorn gerichtet. Die paarigen Nerven gleicher Richtung fassen wir als drei Paare Nn. procurrentes (dorsalis, ventralis, lateralis) zusammen. Drei Paare seitwärts verlaufende Züge endlich sind die Nervi laterales superior, medius und inferior (Fig. 49 *a*, *b*, Taf. XXIX).

Die Mediannerven sind feine unverzweigte Fäden, die vom Gehirn zur Epidermis ziehen, und deren nervöse Natur mir in erster Linie problematisch ist.

Der N. medialis ventralis geht in der Mittelebene aus der ventral vordersten Stelle des Gehirns hervor und zieht als außerordentlich feiner Faden, meist völlig gestreckt, an das Basalende der Zelle T_2 (siehe Fig. 49 *b*, Taf. XXIX *nh*).

Der N. medialis dorsalis zieht vom dorsalen vorderen Teil des Gehirns, nicht so stark gestreckt wie der vorige, zur Basis der Zelle C_1,

[1] Auch HIRSCHFELDER äußert, daß vielleicht einige vom Ganglion ausgehende Fäden nur fixatorischer Natur seien.

an deren inneren Oberfläche er nach vorn zieht. So kommt er zwischen Co_1 und C_1 zu liegen (Fig. 50) und erreicht in dieser Lage die Haut. Andeutung eines Sinnesorganes über seinem Ende habe ich nicht wahrgenommen. Daß ich diesen Nerven (wie in Fig. 49 *b*) manchmal von der Hinterwand des Saccus retrocerebralis entstehen sah, ohne daß etwas wie eine über diesen hinlaufende Nervenfaser wahrzunehmen war, macht mir seine nervöse Natur fraglich.

Von den Nervi procurrentes stellen die beiden mittleren ebenfalls dünne Fäden dar, der laterale hat die Zellen t_{17} und $_{18}$ als Grundlage.

Der N. procurrens dorsalis entsteht mehr dorsal am Gehirn, ist unten breiter. Er durchsetzt frei die Leibeshöhle. Bei der Kreuzung mit dem Stirnbogen des Wassergefäßes liegt er dorsal. Etwas divergierend, nähert er sich dem gleichseitigen Ausführgang des Retrocerebralorganes, von dem er ebenfalls dorsal liegt. Ihm läuft er eine Strecke parallel, biegt dann an der Subcuticula mehr ein- und ventralwärts. Sein Ende ist in der Cuticula durch einen kleinen Ring markiert, aus dem ein paar feine kurze Börstchen vorragen. Danach kann kein Zweifel sein, daß wir einen sensiblen Nerven vor uns haben. Das Sinnesorgan liegt zu beiden Seiten auf der mittleren Erhöhung des Kronenfeldes zwischen der Pars oralis und dorsalis, der Kronenmuskeln, letzterer genähert, weiter medial als die gerade Insertion des M. retractor centralis, einwärts und etwas rückwärts von der Mündung des Retrocerebralorganes (Fig. 51 *ni*).

Der N. procurrens ventralis verläßt das Gehirn an der Vorderseite des Ductus retrocerebralis, an dem er in gleicher Lage vorwärts zieht bis an das Hinterende der Subcuticulazelle Co_3. Dort verläßt er den Gang, biegt sich einwärts um den Plasmaleib der genannten Epidermiszelle herum, gelangt auf deren Ventralseite, wo er in lateraler Richtung zwischen ihr und der Pars coronaria oralis verläuft. Ob er den N. procurrens lateralis erreicht, sah ich nicht bestimmt (Fig. 49*a*, 8*b*, *c*, 53*a*).

Der N. procurrens lateralis *Nl* hat als Grundlage die Zellen t_{17} und $_{18}$, die wir als Bildner eines unmittelbar hinter den beiden Zwischenmembranellen von T_1 vortretenden Flimmerbusches kennen lernten. Dieselben stehen in direkter Verbindung mit dem Gehirn, und mit ihnen verlaufen feinere Fasern.

Die Verbindung mit dem Gehirn liegt weiter außen als bei den vorigen Nerven. So kommt es, daß dieser Stamm sich an seinem Ursprung lateral gerichtet von außen um den M. dorsooralis anterior herumbiegen muß (Fig. 49*a*, 53*a nl*, Taf. XXIX). Dieser Muskel trennt ihn also von den andern beiden Nerven der Gruppe. Bei der Kreuzung

mit dem Wassergefäßrohre liegt er ventral. Wie er die Subcuticula dicht an der Pars coronaria oralis erreicht und sich zwischen diesem Muskel und der Haut hindurchbiegend zu dem Hügel tritt, auf dem die beiden Büschel der ersten Trochuszelle eingepflanzt sind, ist bei der entsprechenden Zellgruppe der Epidermis (t_{17}, $_{18}$) beschrieben. (Vgl. S. 468.)

Etwas rückwärts und medial von dem Flimmerschopf der beiden Zellen t_{17} und $_{18}$ finden wir nun wieder einen kleinen Ring in der Cuticula, aus dem ein paar feine kurze Fädchen vortreten. Hier liegt also wieder ein kleines Sinnesorgan vor. Ob dasselbe aber das Ende eines feinsten mit unserm N. procurrens lat. emportretenden Fäserchens, das ich jedoch nie ganz hinauf verfolgen konnte, oder ob es die Endigung des unserm Nerven im letzten distalen Verlauf angeschlossenen N. procurrens anterior ist, was ich für wahrscheinlicher halte, wage ich nicht zu entscheiden.

Nicht weit vor dem Gehirn tritt vom N. procurrens lateralis ein starkes Ästchen (Ramus transversus) in seitlicher Richtung, nur wenig vorwärts geneigt, ab und entsendet sofort einen Ramus communicans zu dem dicht hinter ihm liegenden N. lat. medius. Der übrige Teil des Astes legt sich an die hintere Bildungszelle des Sinnesbechers an der Ventralseite an. Was sein Endschicksal ist, vermag ich nicht zu sagen (*Nl'*, *Nl''*, Fig. 49 *a*).

Alle Lateralnerven haben als Grundlage Flimmerzellen. Dadurch wird ihr Ursprung vom Gehirn natürlich relativ dick, ebenso wie der gesamte Nerv.

Für den N. lateralis superior, der etwas auswärts vom Ursprung des N. procurrens dorsalis aus der Gehirnmasse austritt (Fig. 51, 49 *a*) bilden diese Grundlage die Zellen c_1 und Co_7, die S. 453 und S. 467 beschrieben sind. Bei der Kreuzung mit dem M. dorsooralis ant. liegt der Nerv vor dem Muskel, bei der Kreuzung mit dem Wassergefäß dorsal von diesem. Auf der Vorderseite der Zellen verlaufen Nervenfasern. Eine derselben kann sich von ihnen mehr oder weniger ablösen. Sie entspringt dann mit dem N. procurrens posterior aus einem gemeinsamen Stämmchen und legt sich erst seitlich an die Zellen an (Fig. 51). Wo die Zelle c_1 dorsal umbiegt, um zwischen zweiter und dritter Cingulumzelle die Oberfläche zu erreichen, biegt sich eine Nervenfaser (*Nm'*) vorwärts von ihm ab, tritt ventral vom dorsalen Kronenteil der Muskulatur an die Subcuticula, zieht zwischen ihr und dem Muskel dorsalwärts und endet dicht vor dem Flimmerschopf von c_1 mit feinen Sinneshärchen (Fig. 51).

Von dem der Zelle Co_7 folgenden Teil biegt sich bald ein Zweig in mehr ventraler Richtung ab und begibt sich zur Haut auf der Außenseite des Zellkernes Co_5 (*Nm''*).

Ob noch weiter Nervenfasern diese Zelle Co_7 in lateraler Richtung begleiten, vor allem, ob kleine Teilchen, die sich in einer über dem Lateralende unsrer Zelle sich findenden Grübchen färbten, Sinneshaare sind, kann ich nicht bestimmt sagen.

Der N. lateralis medius *Nn* ist derjenige, der zum großen Seitensinnesorgan geht. Als Grundlage dient ihm die Zelle c_2, die wir S. 452 beschrieben.

Lassen wir zunächst die Beschreibung des Sinnesorganes folgen. Dasselbe oder dessen Homologon dürfte schon von GAST, S. 191, beim *Apsilus* und von HIRSCHFELDER bei der *Eosphora digitata* (Fig. 3, Textfig. 7, S. 282), gesehen sein (vgl. unten). Es stellt einen rundlichen Becher dar, der sich am Boden etwas excentrisch in einen zweiten tieferen solchen öffnet (Fig. 14 Querschnitt des Tieres, Fig. 15 *b* Längsschnitt). Der hintere Becher wird von einer großkernigen Zelle gebildet (Fig. 15 *b*, Co_8), die ihm innen wie eine Kappe aufsitzt und in einen feinen zum R. transversus des N. procurrens lateralis ziehenden Fortsatz ausgeht. Der distale Becher hat eine etwas längere Hinter- als Vorderwand und ist auch stärker. Als Bildungszelle desselben möchte ich eine den ganzen Becher deckende flach eiförmige Zelle C_9 ansprechen (Fig. 15 *b*, Taf. XXV und Fig. 8 *b*, *c*, Taf. XXIII, C_3) mit dunkler tingiertem Plasma und kleinem dunklerem Kern als die vorige. Der Becher ist mit seiner Längsachse in die Transversalebene, doch zwischen die sagittale und frontale, eingestellt, tritt also schief von innen dorsal an die Cuticula (Fig. 3 *a*). Im einzelnen ist natürlich die Lage wieder vom Kontraktionszustand des Tieres abhängig. Ob drei kleine, kleinkernige Zellen, die sich stets zwischen dem Becher und der Zelle C_4 finden, zum Sinnesorgan gehören, wie mir wahrscheinlich ist, kann ich doch nicht bestimmt sagen; ich halte sie für die Erzeuger des aus dem Becher vortretenden Wimperschopfes (Fig. 15 *b*, 16 *c*). Da man übrigens zwischen den drei Kernen eine deutliche Zellgrenze nicht wahrnimmt, wäre die Bezeichnung als dreikerniges Syncytium oder Zelle (Co_{10-12}) korrekter.

Neben ihnen findet sich dann meist, aber nicht immer, der große Kern c_3, der zu dem Sinnesorgan sicher nicht gehört, vgl. S. 453, (Fig. 15 *b*).

Der Nerv tritt wohl vorwiegend von hinten an den Sinnesorgan heran, der Becher ist mit Härchen erfüllt.

Der Nervus lateralis medius nun entspringt mit einem dicken hinteren und dorsalen und einem dünneren vorderen und ventralen Teil, die beide hinter dem M. dorsooralis anterior liegen. Das Wassergefäßröhrchen zieht zwischen beiden durch. Der Nerv verläuft fast transversal zum Seitensinnesorgan der Krone. Die Fasern liegen hinter und etwas ventral von den Becherzellen und treten an den distalen Teil der dreikernigen Zelle Co_{10-12}, die wir als Bildnerin der aus dem Becher tretenden Flimmern ansahen.

Die Anastomose, die der Nerv vom N. procurrens lateralis und zwar von dessen Ramus transversus erhielt, wurde bereits erwähnt.

Ein Ramus anterior zweigt sich von der stärkeren Wurzel unsres Nerven ab und zieht ungefähr geraden Verlaufs vorwärts zur Epidermis der Krone, die er medial vom Kern der Zelle Co_5 erreicht. Auf seinem Verlauf legt er sich oft nahe an die Dorsalseite des N. procurrens lateralis an. Über seiner Endigung finden wir keine Sinneshärchen.

Stärker ist ein R. posterior, der von der Hinterseite des Nerven abtritt und sich an der Ventralseite der Zellen Co_{10-12} zur Haut begibt (Fig. 46).

Der N. lateralis inferior *nv* verläßt das Gehirn vor und ventral vom vorigen unmittelbar dorsal vom M. retractor centralis. Schräg vorwärts gerichtet, krümmt sich unser Nerv hinten und außen um genannten Muskel und gelangt (Fig. 49 *b*) zwischen ihm und seinem großen Schleier durchtretend auf dessen Ventralseite, wo er mehr quere Richtung annimmt. Auf der Ventralseite des genannten Innervierungsschleiers finden wir eine Ganglienzelle mit Kern in den Nerven eingelagert. (Der Schleier trennt so den N. lat. medius und inferior.)

Die Grundlage des Nerven bildet die Zelle c_3, in deren verdünntes proximales Ende er gewissermaßen übergeht. Doch läuft noch eine Faser auf der Ventralseite dieses Nerven entlang, biegt sich aber bald vor- und bauchwärts in den Raum zwischen den dorsalen und ventralen Trochuszellen. Hier gibt er ein Verbindungsfädchen an den M. dorsooralis posterior (Pars anterior) und verbindet sich dann dem Schleier des M. dorsooralis anterior. Dieser endigt ja (vgl. S. 570 f.) zuletzt, an Zelle c_2 hin verlaufend, mit dieser an der Cuticula. Ob sich an der Stelle jedoch irgend etwas von Sinneshärchen findet, habe ich nicht sicher gesehen.

Ferner liegen hinten dorsal dem Gehirn zwei kleine Säckchen an dorsal und etwas median vom Eintritt der Nervi sensuales dorsales und verbinden sich mit dem Gehirn durch ein dünnes Stielchen. BARTSCH hat diese wenig Pigment enthaltenden einzelligen Bildungen bereits

bemerkt und als Gehörorgane angesprochen (1870 S, 333). DE BEAUCHAMP (1909 S. 135) deutet sie als Augen. Wir schließen uns seiner Deutung an. In dieser Gegend finden wir das Auge bei vielen Rädertieren. Für ein Gehörorgan spricht nichts im Bau der Gebilde (Fig. 53 *c*, 49 *a*, Taf. XXIX).

Außer den Hirnnerven ziehen vom Gehirn nach vorn noch die beiden Ausführungsgänge des Retrocerebralorganes, die wir schon anläßlich der Nn. procurrentes ventrales kennen lernten. Sie sind am Gehirn nur dünn, erweitern sich nach außen erst allmählich, dann rascher und münden auf dem Coronarfeld rechts und links von der Medianebene, ungefähr so weit entfernt wie die Insertion der geraden Retractor centralis-Enden in der Mitte zwischen Trochus und Cingulum (Fig. 8 *a*; vgl. auch Fig. 49 *a*, 51).

Somit haben wir im peripheren Nervensystem

im Fußganglion		23	Kerne
»	G. vesicale med.	2	
»	» vesicale lat.	9	
»	» ovar. post.	4	
»	» ovar. ant.	2	
»	» genus	2	
»	» anterius	8	(einschl. ventraler Schleier)
»	N. sensualis lat.	2	
»	» sensualis dors.	8	
»	» lateralis inf.	2	
»	» commissuralis	1	
Macht zusammen		63	Nervenkerne.

II. Gehirn und Retrocerebralorgan.

(Fig. 49, 53—55, Taf. XXIX.)

Das Gehirn mit dem angelagerten Retrocerebralorgan liegt der Dorsalseite der M. retractores centrales an, über die es seitlich hinausragt. Seine Gestalt erhellt aus den Fig. 49 *b*, Vorderansicht, Fig, 49 *a*, Rückansicht, Median- und Admedianschnitt.

Von Organen in der Nähe des Gehirns seien nur die Mm. dorsoorales und die Gefäßschlinge noch einmal erwähnt. Der M. dorsooralis posterior verläuft außen vom M. retractor centralis an der Seite des Gehirnes, ganz hinten hinter ihm liegt nur der N. principalis. Der vordere Dorsooralmuskel zieht ebenfalls außen am Retr. centralis vorbei, aber an der Seite des Gehirnes schräg vor- und bauchwärts. So

liegt von den seitlichen Nerven nur der N. lat. superior vor ihm, der medius mit beiden Wurzeln, der inferior, ja der N. procurrens lateralis ziehen hinter ihm durch.

Der Frontalbogen des Wassergefäßes zieht dicht an der Seite des Gehirnes hin in einer Nische zwischen den Wurzeln des N. lat. inf. und der größeren des Medius, in dem letztere dorsal liegt, dann tritt er zwischen den beiden Wurzeln des letzteren durch, von denen die kleine vordere ventral bleibt. Nun legt er sich an die Dorsalseite des N. procurrens lateralis und drängt sich mit der eigentlichen Anastomose zwischen dem Ductus retrocerebralis und N. procurrens dorsalis durch. Seine Befstigung an den Beuteln von T_1 wurde ja seinerzeit erwähnt.

1. Retrocerebralorgan.

Die große Verbreitung dieses Organes bei den Rädertieren ist von de Beauchamp (1905) zuerst erkannt, der es auch bei *Hydatina senta* nachwies und zeigte, daß wir es hier nur mit dem Rudiment eines sonst weit mächtiger entfalteten Organes zu tun haben. Immerhin ist es ihm bisher nur gelungen, den retrocerebralen Sack aufzufinden, ein Gebilde, das auch schon früheren Autoren bekannt war (Cohn, Weber), aber keine genügende Deutung erfuhr, zuweilen sogar (Leydig) als pathologische Bildung angesehen wurde. Außer dem Sack gehört zum Apparat aber auch noch die subcerebrale Drüse, und diese ist bisher bei *Hydatina* noch nicht nachgewiesen. Nichtsdestoweniger möchte ich es für höchstwahrscheinlich halten (nach dem ganzen konservativen Verhalten der Rädertiere), daß auch sie vorhanden ist, auch habe ich einige Zellen in dieser Hinsicht in Verdacht, doch kann ich mich ohne vergleichende Untersuchung nicht bestimmt aussprechen. So muß ich die diesbezüglichen Bemerkungen einstweilen aufsparen und mich hier auf den Sack und die Ausführgänge beschränken.

Der Sack liegt der Rückseite des Gehirnes auf, wie es de Beauchamp (1909 S. 135 ff.) beschreibt (doch ist die Verschiebung des ganzen nach rechts in der Regel geringer (wenigstens in meinen Präparaten), als es de Beauchamp abbildet. Der Sack ist meist völlig symmetrisch gelagert, aber sehr verschieden stark aufgebläht. Vermißt habe ich ihn nie. War auch kein Lumen deutlich, so waren doch stets die Ausführwege nachweisbar und die Kerne vorhanden. Der Sack liegt auf dem vorderen Teil des Gehirnes, jedoch erreicht er dessen Vorderrand nicht (Cingulumebene vertical gedacht), hier liegen ihm vielmehr noch ein paar Ganglienzellen auf (18) (Fig. 55). Viel weiter hält er sich von dem

Hinterrand und von den Seiten. Oberflächlich ist er überall dicht von Zellen umgeben, die meist Ganglienzellen sein dürften. In der Tiefe liegt er mit seiner Ventralwand direkt auf der Fasersubstanz des Gehirnes.

Die Ausführgänge, die aus dem Vorderende hervorgehen und ziemlich weit voneinander entspringen (Fig. 49 *a*, *b*, 53, 55, Taf. XXIX), gehen nicht oberflächlich, sondern mehr in der Tiefe aus ihm hervor, liegen auch nirgends dorsal offen. Unter der Zelle 18 hervor treten sie dann auf die vordere Oberfläche des Gehirnes. Hier verlaufen sie vor der Ganglienzelle 32 zwischen der Zelle 39 hinten und 20, 21 vorn, um langsam ventral biegend zur Zelle 14 zu gelangen, die auf dem ventralen Teil der Vorderfläche einen stets deutlichen Vorsprung bildet. Von hier durchsetzen sie, anfangs vom N. procurrens ventralis begleitet, die Leibeshöhle, im wesentlichen vorwärts gerichtet, und münden auf dem Coronarfeld, etwa in der Mitte seiner dorsoventralen Ausdehnung zwischen den Kernen Co_3 und $_4$ mit einer runden Öffnung; doch scheint die Stelle der Öffnung einem medialen Fortsatz der Zelle Co_5 anzugehören (Fig. 8 *a*). Bei der Kreuzung mit der Wassergefäßschlinge liegt der Kanal ventral, wie ich gegen de Beauchamp behaupten muß, während der N. procurrens dorsalis bekanntlich dorsal liegt. Er ist bei seinem Ursprung aus dem Sack dicker, verjüngt sich allmählich, um sich dann, nachdem er sich vom Gehirn entfernt, wieder zu erweitern, bis er dicht am Integument seinen größten Durchmesser erreicht, wie es auch de Beauchamp schildert. Die dünnste Stelle liegt an der Zelle 14. Die Öffnung in der Cuticula ist kleiner als der Weite der letzten Kanalstrecke entspricht.

Lebendfärbungen habe ich an den Tieren nicht gemacht. de Beauchamp hat so eine große Vacuole (mit Neutralrot oder Brillantcresylblau) und mehrere kleine im Sack darstellen können, auch färbte sich der Inhalt des Ganges.

Was die Kerne des Apparates betrifft, so existieren deren vier zwei große und zwei kleine. Ihre Stellung ist nicht ganz bestimmt, doch liegen meist der eine große und die beiden kleinen annähernd symmetrisch, während der zweite große einer Seitenwand anliegt. Die Kerne sind vor den Gehirnkernen durch den Besitz eines deutlichen eosinophilen Nucleolus ausgezeichnet und daher besonders bei den gewöhnlichen Doppelfärbungen nicht leicht mit den Gehirnkernen zu verwechseln.

Die Ausführgänge haben keine eignen Kerne, die Kerne vielmehr, zwischen denen sie durchtreten, gehören zweifellosen Ganglienzellen

an. Sie müssen also von den Zellen des Sackes selbst gebildet sein, sonst käme nur noch die Zelle Co_5 in Betracht im Coronarfeld, doch erscheint mir deren engere Beteiligung an dieser Bildung nicht wahrscheinlich.

2. Das Gehirn.

Schon in der Einleitung habe ich bemerkt, daß wir die Darstellung des Gehirnes etwas summarisch vornehmen werden, da es keinen Zweck hat, die Kerne, über deren Bedeutung man nichts Genaueres weiß, alle einzeln ihrer Größe und Lage nach zu beschreiben. Von vornherein war es ja anzunehmen, daß das Gehirn völlige Zellkonstanz zeigen werde. Sind alle Receptions- und Effektorgane konstantzellig, so wird man das auch von dem zwischen beide eingeschalteten Nervensystem erwarten. Auch scheint gerade das Centralnervensystem zuerst den konstantzelligen Typus anzunehmen, sind doch bereits z. B. von Apathy solche Beobachtungen an größeren Ganglienzellen bei *Hirudo* gemacht, und bei *Ascaris* und den Appendicularien herrscht er dort völlig. So habe ich mich darauf beschränkt, die Zellkonstanz durch Vergleich einiger Frontalschnittserien zu kontrollieren, die denn auch das erwartete Resultat ergaben.

Immerhin ist die Zellbestimmung im Gehirn besonders schwierig. Die Zellen sind untereinander sehr ähnlich, oft auch in der Größe und in großer Zahl zusammengepackt, und entsprechend ergeben schon kleine Unterschiede in der Schnittrichtung recht verschiedene Sternbilder der Kerne. Dabei ändert sich die Gesamtkonfiguration des Gehirnes natürlich nach dem Streckungszustand beträchtlich, und endlich schiebt der stark gefüllte retrocerebrale Sack die Kerne der nächsten Umgebung oft sehr zusammen. Besonders lästig ist aber, was mir bereits von dem Nervensystem der Appendicularien bekannt war, die relativ beträchtlichen Variationen in der Lage mancher Kerne den andern gegenüber, auch unabhängig von den oben genannten Faktoren. Das liegt wohl daran, daß es hier mehr darauf ankommt, daß der Kern in einer bestimmten Bahn, weniger wo er in ihr liegt, und das muß natürlich hier, wo soviel Bahnen dicht zusammenkommen und doch nicht deutlich unterschieden werden können, ganz besonders störend sein. Viele Kerne behalten jedoch ihre Lage mit sehr beachtenswerter Genauigkeit stets bei.

So ist es denn auch nicht schwer, eine ganze Reihe charakteristischer Zellgestalten, Kerne und Kerngruppen leicht in jedem Präparat und bei jeder Schnittrichtung wiederzuerkennen. Dahin gehören alle

Kerne der vorderen, ventralen und seitlichen Bedeckung des Gehirnes. Aber auch auf der (eigentlich allein noch übrigen) Hinterfläche finden wir manche wohl charakterisierte Kerne oder Gruppen, mit deren Hilfe sich dann die übrigen sicher bestimmen lassen. Besonders leicht sind die Zellen, die zu bestimmten Nerven in Beziehung stehen, zu kennen. Da wir von ihnen auch etwas mehr als nichts wissen, mag ihnen auch ein Wort mehr gewidmet werden.

Nach allem, was ich gesehen, glaube ich, daß sich mit speziellen Methoden wohl ein oder das andre interessante Ergebnis erreichen ließe, doch möchte ich nicht bis dahin die Publikation dieser Arbeit verschieben.

Wir betrachten die klarsten Zellgruppen an der Hand der drei dicken Frontalschnitte Fig. 53 *a*—*c*, Taf. XXIX. Schnitt *a* zeigt uns in der unteren Hälfte eine mediane Zelle *Mn*, die wir schon bei der Muskulatur des Mundes kennen lernten (vgl. Fig. 8 *f*) und dort besprochen haben. Vor ihr liegt eine mediane unpaare Zelle nervösen Charakters, die wohl als Commissurenzelle aufzufassen ist (Nr. 1 unsrer Figuren).

Eng an diese Zelle schließt sich die Mittelgruppe, bestehend aus den acht Zellpaaren 7—10 und 15—18, die sich in ihrer charakteristischen gegenseitigen Lage und ihren Größenverhältnissen leicht wiedererkennen lassen. Die letzte von ihnen 18 schickt zweifellos einen Fortsatz in den N. procurrens dorsalis (s. u.).

Zu beiden Seiten der Zelle 1 finden wir die drei Zellen 2 und 3 oberflächlich, 4 etwas tiefer im Gehirn. Sie senden je einen Fortsatz in den N. pharyngeus. Vielleicht gilt das gleiche auch von den Zellen 6. Die Zellen 2—4 sind in Fig. 8 in ihrer Lage zur Nervenwurzel dargestellt. Auch die Commissurzelle 1 selbst scheint Fortsätze in diese Nerven zu schicken.

Die Kerne 39—41, die wir ganz an den Seiten im Bilde sehen, gehören zu dem Ursprung des Hauptnerven, dem ihre Zellen anliegen. Die Zelle 42 in ihrer nächsten Nähe, aber etwas außen und caudal gelegen, scheint andre Bedeutung zu haben. Alle diese Kerne sind ziemlich klein. Wir trafen ja auch sonst im Hauptnerven vielfach kleine Ganglienkerne.

Ebenso zweifellos wie die Kerne 39—41 zum Nervus principalis, gehören die besonders großen Kerne 43—45 zum N. lateralis medius; wie schon aus unsrer Figur ersichtlich, vermutlich werden jedoch noch mehr Zellen in direkter Beziehung zu den Nerven stehen.

Zum N. lateralis inferior kann ich keinen Kern bestimmt rechnen; die Bilder, die ich hier hatte, sind nicht scharf genug.

Zum N. procurrens ventralis stehen zweifellos die Zellen 8 und 10 der Mittelgruppe in naher Beziehung. Fig. 33 *a* zeigt den entsprechenden Fortsatz ganz deutlich. Daß aber Zelle 14, von der aus ja der Nerv in Begleitung des Ductus retrocerebralis das Gehirn verläßt, demselben eine Faser mitgäbe, glaube ich kaum.

Zum N. procurrens lateralis gehört zweifellos die Zelle 12, vielleicht auch 19, der große Kern, der rück- und auswärts von 12 liegt. Wenn ich auch nicht bestimmt mehr Kerne zu der Nervenwurzel gehören sah, so nehme ich doch an, daß noch mehrere solche vorhanden sind, vielleicht die ganze Gruppe 22—24.

Von den Kernen 7, 19, 15, 16, 17, 11, 13, 20 und 21 habe ich nichts über ihre Bedeutung ermitteln können.

Auf Fig. *b* begegnen uns vor allem die Wurzeln der Nn. procurrens dorsalis und lateralis superior. Zu ersterem und dem oft mit ihm am Ursprung zu einem kurzen Stämmchen vereinigten Teil vom letzteren (siehe S. 587) gehören zweifellos die Zellen 18 und 32. Zu letzterem die Zellen 32, 26, 33, 40 (Fig. 88 *c*) vermutlich auch 27.

Hinten, wo die Innervationsfortsätze vom M. retractor centralis und M. dorsooralis posterior ans Gehirn treten, finden sich zwar Zellgruppen: am ersteren die Zellen 50—51, doch scheinen diese nur auswärts von dem ins Hirn eintretenden Strang zu liegen, zu ihm aber keine näheren Beziehungen zu haben. Das gleiche gilt vom Innervationsfortsatz des M. dorsooralis posterior und den Kernen 61—63, von denen 61 und 62 stets noch durch ihre schlank ovale Form charakterisiert sind.

Als 48 bezeichnen wir in der hinteren dorsalen Gegend die zwei kleinen anhängenden Zellen, die wir mit de Beauchamp als Augen deuten (cf. oben S. 589 unten).

Die Nerven des Rückentasters treten in die scharfe dorsale Hinterkante ein, wo man in vielen Präparaten ihre Fasern deutlich die zellige Rindenschicht durchsetzen und in die Fasermasse eintreten sieht. Es geschieht dies einwärts von dem oben beschriebenen großen Kern.

Seitlich hängen dem Gehirn jederseits ein dreizelliger birnförmiger Anhang an, mit zwei großen und einem kleinen Kern 64 und 65. Die Bedeutung dieser Bildung blieb mir unbekannt.

Wo die Innervationsfortsätze vom vordersten Teil des M. retractor dorsalis das Gehirn erreichen (Fig. 53 *b*), beginnt eine eigentümliche

Formation, die sich auf dem hinteren Teil der Ventralseite bauchwärts den Zellgruppen bis gegen die Commissurzelle 1 erstreckt, die Mittellinie aber nicht erreicht. Hier wird sie vielmehr durch die beiden Zellen 5 getrennt (Fig. 53 *a*). Sie liegt also auch dorsal unmittelbar den Retractores centrales an. Man hat den Eindruck, als habe es sich hier um ein von einer Membran umhülltes, sehr flüssigkeitreiches Gebilde gehandelt, da sich im Bereiche desselben nur spärliche Plasmareste finden. Ein Kern liegt jederseits in der hinteren äußeren Ecke (47), und in dieser verläuft auch der M. dorsalis posterior.

Die Zellen der Kerne 59 und 60 machen mir mehr den Eindruck, als ob sie einer Hülle des Centralorganes angehörten, als den von Ganglienzellen.

Wenn ich schon von der Mehrzahl der Zellen auf Schnitt *b* keine Mutmaßungen über ihre Verbindungen haben konnte, so gilt das von fast allen Zellen des Schnittes *c*.

Um noch ein zweites Bild dieser Gegend zu geben, füge ich Schnitt Fig. 54 bei. Er soll besonders das charakteristische Bild der um die Wurzel des N. lateralis superior gelegenen Kerne 26 und 33—38 zeigen.

Zum Vergleich sei noch folgendes bemerkt. Charakteristische Punkte und Linien oder Zellen sind: 1. die genannte Gruppe, besonders 32 und 39, aber auch die Kerne 38 und 37, besonders, da 38 deutlich dorsal vorspringt. Durch Bau, Lage und Größe gleich gut charakterisiert und kenntlich ist 53 mit der von ihm ausgehenden Linie 53, 54, 55 und den Trabanten 57, 56, 58. Weiter hinten ist die Abgrenzung der gesamten dorsalen Gruppe gegen die ventrale leicht dadurch gegeben, daß zwischen ihr und den Zellen 50—52 eine breite, zwischen ihr und 61—63 eine immerhin kenntliche Lücke besteht. Am Hinterrand charakterisiert sich besonders eine Stelle, nämlich die des N. sensualis dorsalis durch die ganze Dicke der Zellschicht, nämlich dorsal durch die Nervenwurzel selbst und den ihr außen anliegenden großen Kern 67, ventral durch die gestreckt ovalen Kerne 71 und 72. Der Kern 67 liegt stets in einer deutlich sichtbaren Zelle, die sowohl hinter als vor ihm stets als heller Raum bemerklich ist. Eine charakteristische Kernreihe zieht von ihm vorwärts zu 35 (Kerne 67, 68, 69, 70). Dadurch wird das gesamte Hinterfeld in drei Teile zerlegt, von denen wir in den lateralen wieder die Hinterrandgruppe (Kerne 92, 93, 94, 95) von dem Rest (Kerne 86, 87, 88, 89, 90, 91) sondern können. Im Mittelfelde haben wir dann eine unpaare Mittelgruppe und jederseits eine paarige Hinterrandgruppe und eine ebensolche Randgruppe des retrocerebralen

Sackes. Die erste enthält die Kerne 76—82, die zweite 83, 84, 85, die letzte 72, 73, 74, 75.

Man sieht, daß es so selbst bei einem so schwierigen Organ gelingt, Einteilungen, wenn auch einfachster topographischer Art, zu gewinnen und sich dann Gruppe für Gruppe von der Konstanz der Kerne zu überzeugen.

Im ganzen finde ich im Gehirn also 183 konstante Kerne.

Über die Konstanzverhältnisse im Gehirn glaubte ich mich um so eher so kurz fassen zu dürfen, als diese ja schon von HIRSCHFELDER erkannt und in seiner sorgfältigen Arbeit einer eingehenden Besprechung unterzogen sind, ebenso wie die typische Symmetrie, die wir im Gehirn finden. Ich bestätige hier also für *Hydatina* nur HIRSCHFELDERS Ergebnisse, der bei *Eosphora* auch den histologischen Bau der einzelnen Zellen weitgehend zur Kritik unsres Problemes verwendet hat (S. 265). So habe ich in meinen Hauptzeichnungen auch im ganzen auf die Zellumrisse verzichtet und sie nur in einigen Figuren genauer gegeben. Im ganzen ist zweifellos die HIRSCHFELDERsche Fixierungsmethode für die Elemente des Centralnervensystems günstiger als die von mir verwandten Sublimatgemische. Doch glaubte ich, da meine Präparate zum Nachweis der Zellkonstanz genügen, von der Untersuchung des feineren cytologischen Details absehen zu können, und dies lieber später mit einer besonderen Studie über das Centralnervensystem vereinigen zu sollen. Doch möchte ich hier besonders auf die schönen Ausführungen und Zeichnungen HIRSCHFELDERS verweisen.

Nur bezüglich der Zellform sei erwähnt, daß ich neben sicher mindestens bipolaren Elementen, die sehr häufig sind 32, 40, 26, 41 auch sichere unipolare in den Zellen 64—66 gesehen habe. Im allgemeinen aber glaube ich kaum, daß man über diesen Punkt mit gewöhnlichen Methoden zu sicheren Resultaten kommen wird.

Die Faserung in der Punktsubstanz erscheint vorwiegend transversal entwicklt. Das war ja wohl nach dem Eintritt der wichtigsten Nerven von der Seite her kaum anders zu erwarten. Auch entspricht es den Verhältnissen in den Gehirnen vieler andrer niederer Tiere.

Bezüglich der Frage der Faserkreuzung kann ich nur folgendes bemerken. Wie aus dem oben Geschilderten hervorgeht, haben viele Nerven auf derselben Seite des Gehirnes, auf der sie eintreten, Ganglienzellen. Anderseits kann man vielfach bemerken, daß nicht alle Fasern, besonders vom Hauptnerven, in diese Zellen übergehen, sondern

großenteils in querer Richtung in die Punktsubstanz eintreten[1]. So gewinnt man den Eindruck, daß zum mindesten ein großer Teil der Fasern, besonders vom N. principalis, der Gegenseite zustrebt, also auch hier eine Faserkreuzung in bekanntem Sinne existiert.

Hirschfelder findet das Gehirn in eine Membran eingehüllt S. 246 und bestätigt damit eine ältere Angabe von Daday. Auch ich sehe überall da, wo sich eine auch nur schwach tingierte Membran nach der Schnittrichtung als deutliche Linie zeigen müßte, das Gehirn von einem dunklen Kontur umgrenzt. So treten denn auch an den meisten Stellen nicht die Einzelformen der Zellen an der Oberfläche hervor, sondern eine glatte Umrißlinie. An den Strecken der Unterfläche hinten, wo sich die nur von wenig Plasmabrücken durchsetzten Räume finden, ist eine solche Membran besonders deutlich, und der Kern 47 kann eigentlich nur zu ihr in Beziehung gebracht werden.

Nur aus der Existenz einer solchen Hülle scheint mir auch die innige Beziehung verständlich, die die Muskelfasern zum Gehirn gewinnen können; vergleiche den Dorsooralis ant. und besonders posterior, den Retractor centralis und den Transversus, durch die das Gehirn gewissermaßen in einem Gerüstwerk von Muskeln aufgehängt erscheint (vgl. Fig. 8 und 49, Taf. XXIX). Diese Membran, scheint mir, geht direkt auf die Nerven, aber auch auf die Innervationsfortsätze und damit in das Sarcolemm über. Wir streifen hiermit also schon wieder die schwierige Frage des Bindegewebes.

F. Das Bindegewebe.

Wir kommen endlich zur Frage nach den Bindesubstanzen im weitesten Sinne. Wir wollen bei deren Besprechung so vorgehen, daß wir uns zuerst vergegenwärtigen, was von Hierhergehörigem in der Literatur erwähnt wird, dann von jeder einzelnen Beobachtungsgruppe die Angaben der Autoren genau ansehen und fragen, ob dergleichen bei *Hydatina* vorkommt, endlich besprechen und zu beurteilen suchen, was an Vorkommnissen im *Hydatina*-Körper vielleicht ohne Beziehung zu bereits früher Beobachtetem in die Kategorie der Bindesubstanzen gestellt werden könnte.

Dreierlei Angaben liegen in dieser Beziehung vor. Die einen beziehen sich aufs Blut, in dem besonders die älteren Autoren kleine

[1] Hirschfelder beschreibt den Hauptnerven als eine einzige Faser, die direkt aus der Fasersubstanz des Gehirns hervorgeht. Ich kann dies für *Hydatina* nicht bestätigen.

Körperchen gesehen haben. Die zweite betrifft Bindegewebsfäden, die sich zwischen den Organen oder den inneren Organen und der Haut ausspannen. Die letzte endlich weist auf Bindegewebszellen hin.

Zu Punkt 1 gibt LEYDIG für *Hydatina* an: »Wohl aber nimmt man wahr, daß Fettpünktchen ähnliche Körperchen im Leibesraum hin und her wogen, gewissermaßen circulieren,« und für *Brachionus*: »Statt eines Gefäßsystemes sieht man, daß die in der Leibeshöhle vorhandenen Organe von einer wasserklaren Flüssigkeit umspült sind, in der bei manchen Individuen einzelne helle Kügelchen hin und her wogen.«

ECKSTEIN sagt S. 420, in der Leibeshöhle der Rädertiere finde sich: eine Flüssigkeit, in der äußerst kleine Blutkörperchen vorhanden sind. Eigentliche Blutzellen sind noch nicht beobachtet worden.

Solche feinste Körperchen finde ich auch an lebenden Hydatinen. Im Schnittpräparat habe ich darüber keinen sicheren Anhalt gewinnen können. Was sie bedeuten und wo sie herkommen, weiß ich nicht. Zellen sind es jedenfalls nicht.

2. sind von verschiedenen Autoren Bindegewebsfäden beschrieben:

ECKSTEIN sagt, »zur Befestigung der Organe in der Leibeshöhle dienen bindegewebige Fasern, die hier und da bei scharfem Zusehen bemerkt werden können. Es sind kleine Knötchen, von denen zwei, oder wohl auch drei Fäden ausgehen, die sich am Tractus, den Drüsen und der äußeren Körperwand inserieren, aber nur sehr schwer zu verfolgen sind und bald verloren werden«.

PLATE schreibt 1885 S. 101: »Zwischen den einzelnen Organen spannen sich in mehr oder weniger großer Zahl feine, untereinander anastomosierende Bindegewebsfäden als erste Spuren eines Mesenchyms aus. Bei den größeren Arten, namentlich den Asplanchnen, zeigen die Zellen, von denen jene Fäden ausgehen, amöboide Bewegungen. Infolge ihrer Kontraktilität dienen viele bindegewebige Stränge ebensosehr als Muskeln wie als Stützgewebe. Die längeren Züge, die dabei von großer Zartheit sein können, sind häufig auffallend symmetrisch angeordnet. Sie deswegen aber, wie einige Autoren tun, für Nerven zu halten, erscheint mir voreilig.

Kaum ist nach den letzten Sätzen wohl zu bezweifeln, daß hier teilweise Bildungen einbegriffen sind, die wir zu den Muskeln stellten. Alle symmetrischen Fasern, die ich bei unserm Objekt vorfand (abgesehen von der Zelle t_{19}), haben oben bereits eine Deutung erfahren, die ihre bindegewebige Natur ausschließt. Unter den von ECKSTEIN beschriebenen Fasern mag ja auch ein Teil unsrer Muskelschleier usw. verstanden sein, die die Befestigung der Organe untereinander bewirken.

Unsrer Meinung nach handelt es sich hier nicht um Bindegewebssubstanz, sondern um Plasmodesmen. Das ist auch die Deutung, die ich bezüglich der Befestigung der HUXLEYschen Anastomose an der Trochuszelle T_1 geben möchte, und die mir daher auch für die bereits beim Excretionssystem erwähnten (bindegewebigen) Stränge wahrscheinlich ist, welche einige Autoren an ganz bestimmten Stellen das Excretionsgefäß an der Umgebung befestigen sahen. Diese Deutung gibt auch GAST für *Apsilus.* Übrigens sagt dort GAST, daß diese Bildungen wenn auch nicht immer nachweisbar, von den ventralen Gefäßzellen zur Haut gehen. Seine Figur zeigt sie symmetrisch, so daß sie als mindestens annähernd konstante Bildungen aufgefaßt werden dürfen.

Genauer noch der ECKSTEINschen Schilderung entsprechende Bildungen habe ich bei *Hydatina* gesehen und zwar ohne eine Spur von Symmetrie oder Konstanz an ihnen nachweisen zu können. Eine solche Stelle habe ich in Fig. 37 *b* abgebildet. Es handelt sich um ein Stückchen körnigen Plasmas, von dem drei dünnste Stränge abgehen. Zwei, bauchwärts gerichtet, verbinden sich den Sarcoplasmen des Fußteiles und nächstvorderen Abschnittes des M. retractor ventralis, der dorsale geht in eine Verdickung der Subcuticula an der Cloakalwand über. Auch in diesem Falle kann von Bindegewebe nicht wohl die Rede sein.

Ähnliche Bildungen habe ich auch sonst wohl einmal hier und da im Körper gefunden. Im ganzen möchte ich danach nicht glauben, daß sich im Körper irgendwo einzelne feine Bindegewebsfasern finden, abgesehen vielleicht von der Zelle t_{19}.

Damit kommen wir zum dritten Punkt, den Bindegewebszellen. LEYDIG sagt da von *Stephanoceros*: »Zwischen der Haut und den Eingeweiden gewahrt man sowohl im Kopfe als in der Leibeshöhle strahlig ausgezogene Zellen. Sie zeigen unregelmäßiges Vorkommen und müssen als Bindesubstanzzellen betrachtet werden.

Bei *Asplanchna* weist auch PLATE 1885 S. 82 auf Bindegewebszellen besonders hin. Bei dieser Form beschreibt auch MASIUS[1] eine große sternförmige Bindegewebszelle, die sich zwischen Magen und Hinterende des Körpers findet. Sonst berichtet er von Bindegewebe nichts. Ob aber nicht jene Zelle doch muskulös sein könnte, geht aus der Figur nicht sicher hervor.

Im ganzen scheint mir auch in dieser Hinsicht wenig Bestimmtes bekannt zu sein. Die einzigen genaueren Angaben über diese Art

[1] Die mit Kernen versehenen Bindegewebsstränge, die der Autor aus dem Fuß von *Lacinularia* beschreibt, erwecken den Gedanken an die Nerven.

Bindegewebe macht Gast (vgl. auch Metschnikow) für *Apsilus*. Danach findet sich dasselbe im ganzen Körper und besteht nur aus einer anscheinend sehr beschränkten Anzahl Zellen, die als ein Netzwerk feiner plasmatischer Fasern erscheinen, welche untereinander, mit der Haut und mit den verschiedenen Organen in Verbindung stehen. Kerne rund (0,002 mm). Im Plasma finden sich häufig Vacuolen. Das Ganze soll an der Excretion beteiligt sein.

Montgomery fügt dem nichts Neues hinzu.

Bei *Hydatina* finde ich nur die beiden Zellen t_{19}, die man vielleicht als Bindegewebszellen deuten kann, doch wäre mir ihre Aufgabe nicht recht klar.

Mit spezifischen Methoden ist mir der Nachweis von Bindegewebe nicht gelungen. Daß das aber bei der Kleinheit des Tieres das Vorhandensein desselben ausschließt, glaube ich nicht. Ein Bindegewebe nach Art der Nematoden wäre hier wohl das wahrscheinlichste, und es leuchtet ein, daß, wenn schon bei diesen großen Tieren der Nachweis erst spät gelungen ist, man bei so kleinen Formen wie *Hydatina* mit einer Äußerung vorsichtig sein muß. Ehe ich also daraufhin eine der größeren Asplanchnen untersucht habe, möchte ich mich des definitiven Urteils enthalten. Würde sich Bindegewebe finden, so wäre natürlich auch die Existenz mindestens einer Bindegewebszelle nötig, und wir müßten uns im Körper des Tieres danach umsehen.

Ich glaube nun, daß mir (vielleicht abgesehen vom Gehirn) eine konstante Zelle nicht entgangen ist. Welche nun unter den von uns beschriebenen Zellen vielleicht als bindegewebsbildend zu deuten sein könnte, das will ich hier nicht in extenso eruieren, sondern nur darauf hinweisen, daß für die rätselhaften Deckzellen des Magens ihr Gesamthabitus diese Deutung auszuschließen scheint.

In der Leibeshöhle von *Hydatina* treffen wir nun doch hin und wieder auf dies und das, was bisher nicht beschrieben wurde.

Da sind einmal gerinnselartige Stränge und Klümpchen, die sich meist irgendeinem Organ anhängend finden, häufig da, wo die Leibeshöhle Ecken und Nischen bildet. Kerne fand ich darin in der Regel nicht. Als Erklärung für diese Funde scheinen mir folgende Gesichtspunkte auszureichen.

1. Mag in der Leibeshöhlenflüssigkeit Eiweiß enthalten sein, das Gerinnsel bilden könnte.

2. Lehrt uns Plate (1885 S. 38, daß nach stattgehabter Begattung die Spermatozoen zum mindesten sehr häufig in der Leibeshöhle

flottieren und später zerfallen. Nach der Jahreszeit, in der ich mein Material fixierte, wäre es wohl denkbar, daß manche begattete Exemplare dazwischen waren.

3. warnt LEYDIG davor, besonders bei gedrückten oder nicht ganz gesunden Tieren, dürfe man sich nicht durch zufällig abgesprengte Organstückchen normalen Leibeshöhleninhalt vortäuschen lassen. Immerhin glaube ich kaum, daß letztere Erklärung für mein Material wesentlich in Frage kommen könnte.

Neben diesen anscheinend nicht organisierten, nicht eben häufigen Funden treffe ich nun auch gar nicht selten Kerne an Orten, wo sie nicht hingehören. Dieselben haben die Größe und das Ansehen der Subcuticulakerne, nur sind sie kugelig. Sehr selten treffe ich einen allein, meist sind sie zu mehreren, oft viele, bis 8—10 dicht beisammen, mit wenig Plasma dazwischen. Gerade in den letzteren Fällen ist eine Verwechslung mit den normalen Geweben ausgeschlossen. Manchmal trifft man in der *Hydatina* vielleicht nur einen größeren Kernhaufen, in andern Fällen außerdem noch kleinere oder endlich ziemlich selten einen einzelnen derartigen Kern.

Diese Gebilde zu deuten machte mir anfangs Schwierigkeit, da ich mir ein derartig gewohnheitsmäßiges Zusammenkleben von Blutkörperchen nicht erklären konnte. Dazu kommt, daß die Zahl derartiger Kerne recht verschieden ist. Manchmal fehlen sie ganz.

Durch Zufall kam mir nun die Arbeit von BERTRAM (1892) über Sarcosporidien und parasitische Schläuche in der Leibeshöhle von Rotatorien in die Hände, und einzelne dortige Abbildungen stimmen so gut mit meinen Bildern überein, daß ich kein Bedenken trage, die fraglichen kernhaltigen Klumpen als Parasiten aufzufassen.

Somit würden wir bezüglich des Bindegewebes zu dem Resultat kommen: Blut z e l l e n finden sich bei *Hydatina* nicht. Bindesubstanz ließ sich nicht sicher nachweisen. Daß eine von denjenigen (konstanten) Zellen, für die wir oben eine bestimmte Deutung nicht geben konnten, bindegewebiger Natur sein mag, läßt sich nicht ausschließen.

Daß die Leibeshöhle der Rädertiere eine primäre ist, ist allgemein anerkannt.

Allgemeiner Teil. Resümee.

Dieser zweite Teil der Arbeit soll einmal ihre wichtigsten Resultate kurz zusammenstellen, dann aber vor allen diejenigen vergleichenden usw. Erörterungen bringen, die wir aus dem ersten Teil ausgeschieden

haben. Deswegen folgen wir auch nicht demselben Gang wie in der systematischen Anatomie, sondern gehen von den einfacheren Erörterungen zu den ausgedehnteren vor.

1. Der Darm.

Wir beginnen mit dem Darm, da wir bei diesem Organ im wesentlichen nur die jüngsten Beobachtungen von de Beauchamp bestätigt haben. So haben wir für den Pharynx die Angaben über die Hartteile nur etwas erweitert, bezüglich der Sinnesorgane sind wir nur insofern abgewichen, als wir das dorsale hintere als nicht sensorischen Flimmerapparat auffaßten, das auch von uns gefundene Pharynxganglion setzten wir mit de Beauchamp dem bei andern Formen beschriebenen Suboesophagealganglion homolog, zu den bisher beschriebenen zwei ventrolateralen Speicheldrüsen lernten wir ferner neu noch ein Paar solcher im Mittellappen des Mastax kennen.

Wesentlich abweichend gestalteten sich jedoch unsre Resultate bezüglich der Muskulatur. Dieselbe ist uns nicht nur allgemein in gewisse Züge gruppiert, sondern in deutliche Muskelindividuen gegliedert (wovon de Beauchamp anscheinend auch etwas bei *Brachionus pala* gesehen hat). Man kann deutlich Ursprung und Ansatz erkennen, die sich meist, wenn auch nicht immer, an Skeletteilen finden. Solche Skeletbefestigungen hat de Beauchamp am Incus beschrieben, aber auch das Manubrium ist reich an ihnen, und die drei Fortsätze dieses merkwürdig gestalteten Stückes sind typische Processus musculares, besonders die Cauda, die als solche ein Handgriff in des Wortes wahrem Sinne ist. Damit gewinnen wir auch ein volles Verständnis für die eigenartige Gliederung und Krümmung dieses wichtigen Skeletstückes.

Ebenso wie bezüglich der Gliederung der Muskulatur stehen wir überhaupt bezüglich der syncytialen Natur des Schlundkopfes auch seines Epithels auf einem de Beauchamp entgegengesetzten Standpunkt.

Bezüglich des übrigen Darmes behielten wir die Begrenzung der Abschnitte Oesophagus, Magen, Darm bei, wie sie Plate hatte, doch mag hier gleich darauf hingewiesen werden, daß wir de Beauchamps Vermutung über die Grenze des ecto- und entodermalen Anteiles im Verdauungstract, daß nämlich dieselbe mit der Grenze des letzten und vorletzten Zellringes des Oesophagus zusammenfalle, durchaus teilen, denn alles, was vor dieser Grenze liegt, zeigt den Charakter gewisser Mastaxepithelien, was dahinter liegt, nach Bewimperung und Granulagehalt den des Magendarmes. Daß man jedoch aus der Histologie keine sicheren Schlüsse auf die Ontogenese ziehen kann, betont

de Beauchamp mit Recht. Auch sonst weichen unsre Angaben von denen dieses Autors nur in dem einen Punkt ab (von einigen genaueren Angaben über die Zellverteilung abgesehen), daß wir die wirklichen Zellen der Muscularis nachweisen und somit zeigen konnten, daß die dorsalen Deckzellen mit der Muskelbildung nichts zu tun haben.

So sind wir denn auch für diese Region des Darmes Gegner der Annahme einer epitheliogenen Muskulatur. Wie für uns der Pharynx kein Syncytium, sondern ein Aufbau aus deutlich gesonderten, teils die Hartgebilde, teils weiche Cuticula bildenden Epithelzellen, ebensolchen Drüsen-, Ganglien- und Muskelzellen ist, so haben wir an Oesophagus, Magen und Darm auch neben Epithelien verschiedener Art eine besondere (netzartige) Muscularis, die nirgends mit den Epithelien syncytialen Verband eingeht. Spinnen wir also unsre Vorstellungen über die Ontogenese weiter aus, so nehmen wir an, daß neben dem Ectoderm und Entoderm für die Epithelien auch das Mesoderm (Ectomesoderm) für die Bildung der Muskulatur in allen Darmabschnitten in Betracht kommt. Jedoch werden entsprechend dem weit größeren Zellreichtum der epithelialen Teile die Anlagen von seiten der primären Keimblätter die mesodermale Beteiligung beträchtlich überwiegen.

(Die Muskelfasern wurden übrigens an Oesophagus und Darm bereits von früheren Forschern erschlossen oder nachgewiesen, z. B. von Masius für den Oesophagus von *Asplanchna* [4 Längsbänder]. Besonders ist auch der Sphincter mehrfach erwähnt. Der Sphincter pylori dürfte nach früheren und de Beauchamps Angaben ein bei den Rotiferen weit verbreiteter Muskel sein und sich, soweit er vorkommt, als homolog erweisen.)

2. Exkretionssystem.

Hlavas Mitteilung über die Anordnung des Excretionsgefäßsystems bei *Hydatina*, wie er sie in seiner *Conchiloides*-Arbeit (1906 S. 322) im vergleichenden Teil gibt, konnte wir im wesentlichen bestätigen und insofern erweitern, als wir noch einen zweiten Übergang der Kapillarröhre (in den mittleren Knäuel) nachwiesen, außer dem von Hlava dort bereits mitgeteilten. Danach scheint der Typus weitverbreitet. Als Fälle, in denen eine Zusammensetzung des Excretionssystems aus den zwei Teilen nachgewiesen ist, dem dickeren drüsigen Rohr jeder Seite (die auch verschmelzen die contractile Blase bilden) und dem Capillarrohr, das mindestens im vordersten Knäuel in das Drüsenrohr (wohl in dessen Anfang) übergeht und die Röhrchen aus den Flimmertrichtern aufnimmt, nennt Hlava *Melicerta*, *Limnias*, *Lacinularia*, *Megalotrocha*,

Asplanchna, *Asplanchnopus*, *Callidina*, *Rotifer*, *Pterodina*, *Pampholyx*, *Brachionus*, *Hydatina*, *Drilophaga*, *Apsilus*, *Stephanoceros*, *Floscularia*. Dies Prinzip dürfte also das normale bei den Rädertieren sein. Ferner ist die HUXLEYsche Anastomose, d. h. ein querer Verbindungskanal der beiden Capillarrohre vorm Gehirn ebenfalls weit verbreitet. Er wurde bei *Apsilus*, *Stephanoceros*, *Lacinularia*, *Megalotrocha*, *Atrochus* und *Hydatina* beobachtet. Wenn er auch bisher bei manchen Formen nicht beobachtet ist, obwohl genau darauf geachtet wurde, so spricht doch seine Verbreitung in so verschiedenen Gruppen dafür, daß er zur ursprünglichen Organisation der Rädertiere gehört und daher wohl noch vielfach gefunden werden wird. Auch eine zweite Einmündung der Capillarröhre in das Drüsenrohr, womit dann die erstere endet, findet sich nach HLAVA bei den *Eumelicertinae*, wird aber auch von LEYDIG bei *Asplanchna myrmeleo* gezeichnet. In diesen Fällen liegt sie dicht vor der Vereinigung der Drüsengänge. Bei *Hydatina* fanden wir sie, und damit das Hinterende der Capillarröhre bereits am mittleren Knäuel. Vielleicht sind jedoch trotzdem beide Anastomosen als homolog aufzufassen, und vermutlich bringt uns auch hier die Zukunft noch weitere Fälle. Erst dann werden wir beurteilen können, ob auch dies Verhalten primitiv ist oder als sekundär erworben gedeutet werden muß.

Bezüglich der Flimmertaschen zeigten wir, daß zu jeder ein am Capillarrohr gelegener Kern gehört, sie also als Ausstülpungen der Capillarrohrzellen anzusehen sind. Dies dürfte auch für andre Formen gelten, da in den Flimmerlappen selbst Kerne selten gesehen sind. So hat GAST ein einziges Mal einen solchen in der Haube des Flimmerlappens gesehen, was sehr wohl eine Abnormität sein könnte. So sagt auch PLATE 1885 von *Asplanchna*: »Ich halte die einzelnen Zitterorgane für kernlos.« Meist sind ja fünf bis sechs Zitterorganpaare bei den Rädertieren nachweisbar, und das entspricht durchaus der Kernzahl des Capillarrohres (sechs), wie sie bei *Hydatina* vorliegt. Danach würden wir diese Zahl für weitverbreitet bei den Rädertieren halten und annehmen, daß jede ursprüngliche Kanalzelle eine Flimmertasche ausstülpen kann, aber nicht muß. So kann z. B. im Bereich der HUXLEYschen Schlinge vor dem Gehirn ein Trichterpaar auftreten, wo bei *Hydatina* nur ein Kernpaar liegt, und GAST hat neben diesem Trichterpaar bei *Apsilus* in geringer Entfernung medial dasselbe Kernpaar nachgewiesen, das dort eben von *Hydatina* erwähnt wurde.

Übrigens zeigen GASTs Angaben und Figuren bei den durch einen sehr langen Gang mit dem Capillarrohr verbundenen drei Flimmerlappen den Kern weit auf diesen Gang gerückt. Was also von den

Verhältnissen bei *Hydatina* abweicht. Interessant wäre es natürlich die Kernverhältnisse bei *Asplanchna myrmeleo* zu kennen.

Im Flimmertrichter fanden wir keine Öffnung, was ja durchaus der herrschenden Meinung entspricht. Unsre Auffassung des Flimmerlappens als einer den Membranellen der Krone entsprechenden Bildung, in der sich die Einzelflimmern doch deutlich mit Basalkorn und Wurzel färben lassen, schließt sich am nächsten an die Darstellungen von GAST, nach dem bei *Apsilus* »jede Wimperflamme aus fünf oder sechs nebeneinander liegenden und verschmolzenen Cilien besteht. Jede Cilie sitzt auf einem gleich breiten Basalkörperchen,« und von MASIUS, der die Flammen feingestreift sein, aber jeden Streifen in ein Basalkorn enden läßt.

Die verschiedentlich beschriebenen Befestigungen an der Körperwand und die in die Leibeshöhle ragenden Fortsätze der Flimmertrichter fanden wir nicht, ersteres vielleicht nur wegen der dichten Anlagerung des Excretionskanales an der Leibeswand. Nur die Befestigung der HUXLEYschen Anastomose konnten wir deutlich nachweisen, die auch GAST bei *Apsilus*, jeodch hinter dem Dorsaltaster, fand.

Die contractile Blase faßten wir, wie seit PLATE geschieht, als Verschmelzung der hintersten Teile der Drüsengänge auf, die Muskulatur war ja schon früher bekannt, die zu ihr gehörigen »sternförmigen« Zellen hatte bereits MASIUS bei *Asplanchna helvetica* gesehen.

Bezüglich der Geschlechtsorgane hatten wir den Beobachtungen von LENSSEN 1898 nichts Wesentliches hinzuzufügen.

3. Hautsystem.

Bezüglich der Epidermis und Fußdrüse bringen DE BEAUCHAMPS und meine Beobachtungen an *Hydatina* wenig von dem bisher Bekannten Abweichendes, nur schien mir die drüsige Natur der sogenannten accessorischen Fußdrüsen, wie dieser Autor aus vergleichenden Rücksichten einige Zellen in der Nähe der großen Fußdrüse auffaßt, noch nicht ganz gesichert, ferner fand ich in jeder Zehe nicht eine, sondern vier ausführende Röhrchen.

Konnten wir den syncytialen Bau der Epidermis des Körpers nur bestätigen, so verhielten wir uns bezüglich der Kronenepidermis, besonders der zu den Flimmerapparaten gehörigen Zellen, einer Auffassung als Syncytium gegenüber noch reservierter als DE BEAUCHAMP, indem uns zwar in der alleräußersten Schicht, wo allerdings die Wimperwurzeln die Klarheit des Bildes stören können, vielfach Kontinuität zu bestehen schien, während die stets deutlich hervortretenden Zellgrenzen

an Stellen, wo weiter einwärts die in Frage kommenden Elemente auf größere Strecken fest aneinander haften, uns bestimmte, dieselben als einzelne Zellen anzusprechen, wie ja auch in der Mundhöhle die Zellen, welche im Bau den Trochuszellen völlig gleichen, stets deutlich gegeneinander abgegrenzt sind. Übrigens genügt unsrer Meinung nach der Nachweis plasmatischer Kontinuität an irgendeiner Stelle nicht, um mehrere histologische Elemente als ein Syncytium aufzufassen.

Im übrigen stimmen wir aber wieder überall ziemlich gut mit DE BEAUCHAMP überein. Die Zusammensetzung der Membranellen des Trochus aus einzelnen Cilien, die Mehrreihigkeit der Cilien im Cingulum fanden wir durchaus bestätigt.

Dagegen ist, soviel ich sehe, das in den größeren Fimmerzellen stets deutliche Centrosom (oder Centrosomenaggregat) noch nicht in der Literatur erwähnt. Damit liegt auch hier ein Beispiel vor, daß Centrosomen und Basalkörner nebeneinander existieren können. Es folgt daraus für die Genese der letzteren allerdings sehr wenig. Vielleicht wären die Rädertiere ein günstiges Objekt für eine entsprechende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Sowenig wie DE BEAUCHAMP konnten wir irgendwelche näheren Beziehungen zwischen Flimmerwurzeln und Kernen (auch nicht zu den Centrosomen) sehen. Auch die Zellzahl 13 im Cingulum und die Mehrkernigkeit der meisten bestätigten wir. In Übereinstimmung ferner mit DE BEAUCHAMP und in Gegensatz zu HIRSCHFELDER müssen wir als Matrix der Wimperapparate in Cingulum und Trochus dieselben großen Zellen ansehen, denen HIRSCHFELDER drüsigen Charakter zuspricht.

Daß die Form der Flimmerzellen durch den Umfang ihres Plasmakörpers und Kernes als des bei der großen Flimmerarbeit nötigen Stoffwechselvorgänge leistenden Apparates (ZELINKA) bedingt ist, nehmen wir mit DE BEAUCHAMP an. Besonders bei den Trägern der stärksten Flimmerapparate ist dies das Hauptmoment, zu dem die Beschränkung des Platzes an der Oberfläche besonders bei retrahierter Krone kommt. Solche Platzbeschränkung, besonders auch durch die an die Mundbucht herandrängende Muskulatur, scheint für die nur kurze Flimmern tragenden oder wimperlosen Zellen der Mundrückwand das ausschlaggebende Moment gewesen zu sein, durch das Zellkörper und Kern von der Oberfläche abgedrängt wurden, bis sie schließlich mit ihrem peripheren Abschnitt nur noch durch einen kürzeren und dickeren oder längeren und dann sehr dünnen Hals sich verbinden. Diese Verhältnisse können also nach Ursache und Wirkung den durch BLOCHMANN bekannt gewordenen bei Plathelminten an die

Seite gestellt werden, wenn sie auch nicht zu denselben Extremen führen wie z. B. bei Bandwürmern. Auch bei den Soies sensorielles sind die Zellkörper in die sichere Tiefe verlagert.

Was die Deutung dieser »starren« Griffel betrifft, auf deren Beweglichkeit schon DE BEAUCHAMP hinwies, so halten wir sie im Gegensatz zu den früheren Autoren nur für Hilfsapparate von Sinnesorganen.

Für die Flimmerbewegung hat ZELINKA (1886, S. 437 ff.) eine Erklärung auf Grund seiner Beobachtungen am Lebenden gegeben. Nach ihm ist die Radbewegung, d. h. das Fortrücken von Flimmerwellen oder Speichen am Kronenrande nur scheinbar, hervorgerufen dadurch, daß jede Flimmer nach der Reihe sich hebt, die höchsterhobene ist, niederschlägt, während die benachbarte die meisterhobene wird, und so die höchste Erhebung von Flimmer zu Flimmer weiterschreitet. Ferner betont er, daß der Schlag weit rascher als die Erhebung erfolgt, und daß das distale Ende der Flimmer nicht wie ein schlaffes Peitschenende nachgezogen wird, sondern seine Krümmung nach hinten behält, und daß die ganze Flimmer arbeitet, nicht nur um die Stelle der Insertion bewegt wird.

Alles dies kann ich nach meinen FLEMMING-Präparaten bestätigen, die mir gewissermaßen Momentphotographien der Flimmertätigkeit geben. Betrachten wir zuerst den proximalen Abschnitt der Cilien, so finden wir, daß dieser sich langsam gegen 45° über die Cingulumebene erhebt und rascher bis zur Cingulumebene niederschlägt. Dies können wir daraus erschließen, daß der Anstieg nicht so steil und cilienreicher ist als der Abfall, daher müssen die beiden Bewegungen rechts und links von jeder Höhe (vgl. Fig. 58, Taf. XXIX) verschieden schnell sein, und wir nehmen eben an, daß die schnellere der Schlag ist. In der Cingulumebene verhält sich der Basalteil eine Zeit ruhig, wie daraus hervorgeht, daß wir eine Strecke weit die basalen Teile alle gleichgestellt sehen. Diese Strecke beträgt ungefähr $^1/_2$ Wellenlänge, folglich die Phase der basalen Ruhe etwa $^1/_2$ der ganzen Revolutionszeit. Nun hebt sich die Basis wieder, um von der Maximalhöhe wieder niederzuschlagen. Wie in der Ansicht von hinten prägt sich dieses Geschehen auch in der von vorn aus. Hier finden wir in der Cingulumebene einmal Stücke, die gleichhoch sind, etwa die Hälfte eines Abschnittes, die nächsten Stücke liegen in einer höheren Ebene, der höchste Punkt, in dem wir Flimmern sehen, liegt nicht in der Mitte, und die Rückkehr zur Cingulumebene ist eine raschere. Im Seitenbild erscheint der Durchschnitt des Flimmerrandes in der Cingulumebene sehr dunkel, während die auf- und absteigenden Teile durchsichtiger sind.

Das distale Stück wird gekrümmt nach vorn gezogen. Dies ergibt schon die Seitenansicht der Wellenhebung, geht aber auch aus der Ansicht von vorn hervor. Hier werden die Flimmern am Aufstieg scheinbar nur sehr allmählich länger, während ihr Ende noch in weit tieferer Ebene steht. Beim Schlage dagegen streckt sich die Flimmer, und nur ihre Spitze erscheint noch etwas nach hinten gebogen. Endlich liegt sie, fast gestreckt, mit der Basis in der Cingulumebene, wie der Sagittalschnitt und Querschnitt zeigen. Nun krümmt sich das distale Stück, während der Phase der basalen Ruhe immer mehr nach hinten, und so in starker Krümmung wird dann die Flimmer wieder vorgebracht.

Der Vorteil dieser Bewegungsweise ist leicht einzusehen, da die Flimmern so beim Vorbringen einen möglichst geringen, beim Rückschlag einen möglichst großen Widerstand finden.

Oben sprachen wir uns ferner ebenso wie Eckstein und Zelinka dahin aus, daß die Cingulumbewegung automatisch zu sein scheint; auch habe ich darauf hingewiesen, daß eine Innervierung der Cingulumzellen nicht behauptet werden kann, wenn sie auch zu widerlegen schwer ist. Für den Trochus dagegen nahmen wir mit Zelinka willkürliche Beweglichkeit an, und hier ist die Möglichkeit einer Innervierung weit eher gegeben. Sicher steht die Trochuszelle T_4 mit dem N. lateralis inferior in Verbindung. Zu T_3 zieht ein Ast von der ventralen Schleierbildung, die ja am M. dorsooralis post. von der ventralen Seite des Gehirnes ausgeht, hier könnte es sich wohl um eine Innervation der Trochuszelle handeln. Ob der ventrale Mediannerv als Innervator der Zellen T_1 und $_2$ angesehen werden darf, ist mir fraglich, doch ist es möglich. (Die Bedenken, ob der an die Cingulumzelle C_1 tretende dorsale Mediannerv überhaupt ein Nerv ist, haben wir oben S. 585 erörtert). Da die Zellen des ventralen Trochusteiles unmittelbar an den Bipolarzellen liegen, zwischen denen sich der Nervus pharyngeus ausbreitet, ist ihre Innervierung durch diesen Nerv keineswegs unwahrscheinlich. So bietet die Anatomie der Annahme einer Innervierung aller Trochuszellen und daher einer willkürlichen Tätigkeit dieses Apparates zum mindesten keine Schwierigkeit. Immerhin sieht man auch hier nicht so ohne weiteres zu jeder Zelle vom Gehirn aus einen Nerven verlaufen.

Daß die langgestreckten Matrixzellen der starren Griffel sicher mit dem Gehirn in Verbindung stehen und ihre Bewegungen daher wohl zweifellos willkürlich sind, sahen wir oben.

Schon ehe ich de Beauchamps Arbeiten und Ansichten kannte, waren mir allerlei Schwierigkeiten in der Deutung des gesamten Räderapparates aufgefallen, vor allem, daß beide Flimmersysteme weder prä- noch postoral sind, sondern sich ventral bis an die Mundbucht ziehen, hier ineinander übergehend. Daraus ergab sich, daß ein Vergleich mit dem typischen präoralen Wimperkranz der Trochophora weder fürs Cingulum noch für den Trochus paßt. Anderseits wird, wenn man einen prä- oder postoralen Wimperkranz als Trochophorakennzeichen ansehen will, schlechthin jeder Wimperkranz ein solches, denn er kann eben nur prä- oder postoral sein. Ferner läßt sich der Trochus überhaupt nicht gut präoral auffassen. So war mir die Deutung desselben schwierig. Dazu kam die kolossale Ausdehnung der dorsalen Trochuszellen, ferner die eigenartige Krümmung der Zelle c_2 und das merkwürdige Durchkriechen des Nervus procurrens lateralis zwischen Haut und Muskel, um mich zur Überzeugung zu bringen, daß die vorliegende Gestaltung der Krone bei *Hydatina* nicht primitiv ist, sondern die Zeichen phylogenetischer Umbildungen an sich trug. Welcher Art diese aber war, konnte ich natürlich nicht erraten.

Eine Erklärung gibt de Beauchamps Auffassung, die ich daher gern aufgriff und annehme. Ist der Trochus bei *Hydatina* weiter nichts als die stark vergrößerte Grenzzone des Mundfeldes, so versteht man die riesigen Dimensionen, die die betreffenden Zellen annehmen mußten. Man kann sich auch vorstellen, daß durch diese Verschiebung des Mundfeldrandes nach dorsal die Pars coronaria oralis des M. retractor centralis immer mehr rückwärts bis unter den Stirntaster und weiter verdrängt wurde, so daß der zu letzterem tretende Nerv sich jetzt zwischen Muskel und Haut durchzwängen muß. Kurz und gut, für meine Beobachtungen waren mir so weitgehende Umgestaltungen ein Postulat, wie sie de Beauchamp aus der vergleichenden Anatomie nachgewiesen hat, und wenn ich trotzdem den Namen Trochus beibehalte, so geschieht das wesentlich, weil er einmal für diesen Teil des Wimperapparates von *Hydatina* sich eingebürgert hat und daher bequem ist.

4. Sinnesorgane.

Über Sinnesorgane bringt unsre Arbeit einiges Neue.

Als Augen deuteten wir mit de Beauchamp zwei dem Gehirn hinten doral anhängende Zellen.

Über die den Lateral- und Dorsaltastern der Rotiferen entsprechenden Sinnesorgane fanden wir nichts Neues.

Wenn wir in einem kleinen Kegel der Cuticula dorsal zwischen

den Zehen eine sensible Nervenendigung vermuten, geschieht dies nur mit allem Vorbehalt.

In der Krone fanden wir jederseits vor der Cingulumzelle C_4 eine Sinnesgrube mit deutlichen Sinneshaaren, zu der ein starker Nerv zieht. Daß dies Organ nicht nur bei *Hydatina* vorkommt, entnahmen wir aus einer Zeichnung bei Hirschfelder für *Eosphora digitata* und Gast bei *Apsilus*, wenn auch letzterer Autor das Organ als Auge deutet. Vielleicht wird besondere Beachtung das Organ auch noch in andern Fällen auffinden. Seinem Bau nach kann es bei *Hydatina* wohl nur dem chemischen Sinn dienen. Seine Stellung zu beiden Seiten des Apicalfeldes ist interessant.

Im übrigen fanden wir im Coronarfeld freie Nervenendigungen und solche, über denen aus einem feinen Loch in der Cuticula kurze Sinnesborsten stehen. Nervenendigungen letzterer Art fanden wir einmal frei für sich, dann aber auch an der Basis der sogenannten Sinnesborsten. Somit hatten wir uns die Meinung gebildet, daß jede sogenannte Sinnesborste ein innervierter motorischer Flimmerbusch ist, an dessen Basis ein Nerv mit kurzen Sinneshärchen endet.

Was die Homologien dieser Organe betrifft, so sind sie offenbar bei Rädertieren weit verbreitet.

Die beiden dorsalen c_1 glaube ich in Figuren von *Brachionus* (Eckstein), *Asplanchna* (Masius) und andern wiederzuerkennen. Die bei manchen Formen erwähnten Stirntaster dürften sich vielleicht auf die bei *Hydatina* unmittelbar hinter der Trochuszelle T_1 stehende Wimperflamme des N. procurrens lateralis beziehen lassen. Um jedoch diese Homologien im einzelnen festzulegen, sind unsre Kenntnisse vom Bau der Krone in der Reihe der Rädertiere noch viel zu gering.

Ein Homologon der ziemlich in der Mitte des Coronarfeldes stehenden Sinnesbörstchen, der Endigungen unseres N. procurrens dorsalis, glaube ich vielleicht in den von Masius bei *Asplanchna* beschriebenen zu sehen, die sich dort in der Fig. 1 auf der Höhe des Apicalfeldes sehr deutlich zeigen.

Auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen. Wenn wir bei verschiedenen Rädertieren nach den Homologen unsrer Sinnesmembranellen suchen, werden wir häufig an den betreffenden Stellen Pigment finden, und alsdann sind diese Organe meist von den Autoren als Augen gedeutet. Wenn ich nun auch natürlich ohne vergleichende Untersuchungen derartige Angaben nicht in Zweifel ziehen kann, so möchte mir doch der Umstand verdächtig erscheinen, daß offenbar homologe Stellen bei nahe verwandten bald Augen sein sollen, bald nicht. Die

Anwesenheit von Pigment allein scheint mir die Deutung als Auge nicht zu rechtfertigen. Ich mache hier nur kurz auf die SOLGERschen Arbeiten aufmerksam, die zeigen sollen, daß ganz allgemein wichtige Organe, besonders die Gegend nervöser Endapparate, sich durch stärkere Pigmentierung von der Umgegend unterscheiden, wobei vielleicht dem Pigment irgendeine Schutzfunktion zukommt.

5. Das Nervensystem.

Das Nervensystem von *Hydatina* wurde hier zuerst genau beschrieben, doch war das in den Mastax einbezogene Ganglium suboesophageum und das Fußganglion schon durch DE BEAUCHAMP bekannt geworden. Nach der Krone ziehen vom Gehirn zahlreiche Nerven. Von den übrigen seien hier nur erwähnt: die ventralen, den Pharynx innervierenden und die Mundbucht umziehenden N. pharyngei, die längst bekannten Nerven des Rückensinnesorganes und die großen Seitennerven, von denen MASIUS für die von ihm untersuchten Formen fand, daß sie und ihre Äste den ganzen übrigen Körper innervieren.

Bei *Hydatina* enden die Nn. principales im Fußganglion und sind außerdem von Strecke zu Strecke mit Ganglienzellen besetzt, auch durch einzelne sehr feine Commissuren verbunden. Die Verbindung des vom Seitensinnesorgan kommenden Nerven, die für die meisten Rädertiere noch nicht bekannt ist, findet bei *Hydatina* mit dem N. principalis statt. Ein weiterer Zweig des Hauptnerven versorgt dorsale Muskeln. Ein so reiches Nervensystem wie ZELINKA für *Discopus synaptae* festgestellt ist, konnte ich bei *Hydatina* nicht auffinden. Doch glaube ich in seinem Nervus lateralis das Homologon unsres Nervus principalis zu sehen, der aber selbst die dort von seinem ventralen Ast no_2 übernommenen Innervationen besorgt. Jedenfalls erscheint das Nervensystem der *Hydatina* als ein recht einfaches.

Beachtlich will mir erscheinen, daß in den vielen Präparaten, die ich mit Chlorgold-Ameisensäure gefärbt hatte, nie deutliche Neurofibrillen erschienen sind. Fibrillen zwar, die sich schwarz und scharf von der Umgebung abhoben, habe ich feinere und gröbere gesehen. So finden wir an den Muskelinsertionen solche feine in die Subcuticula ausstrahlende Fibrillen, die vom Muskel ins Epithel sich verfolgen lassen, besonders schön an der Pars coronaria des M. retractor centralis und an der Insertion der dorsooralen Muskeln. Wenn man aber auch solche Fibrillen als Neurofibrillen nach APATHYS Vorgang (für *Ascaris*) deuten wollte, so ist das bei manchen rein epitheliale Bildungen kaum möglich. Ich verweise hier vor allem auf die große Fibrille zwischen den beiden

Caudae manubrii im Pharynx, die so schön scharf tingiert ist, wie man nur wünschen kann, aber ihren ganzen Beziehungen nach so sicher eine epitheliale Stützfaser ist, daß wir sie direkt als Lig. intermanubricum bezeichnen konnten. Daraus folgt zum mindesten, daß man nicht alles, was die APATHYsche Chlorgoldmethode darstellt, als Neurofibrille bezeichnen darf, sondern daß auch Stützfibrillen andrer Gewebe eine entsprechende Reaktion geben.

Daß ich z. B. im Nervus principalis in meinen Präparaten nie eine Neurofibrille gesehen habe, legt die Frage nahe, ob wohl die feinen Fasern, aus denen er besteht, überhaupt Neurofibrillen enthalten.

Über das sog. Ggl. suboesophageum siehe S. 627.

6. Die Muskulatur.

Gehen wir nun auf die Besprechung der Muskulatur über, so wollen wir von Einzelheiten nichts rekapitulieren und auch von einem Vergleich absehen. Nur allgemein sei bemerkt, daß wir MASIUS' Anschauung beistimmen, «Les faisceaux musculaires de la tête sont nombreux mais ne sont pour la plupart que de prolongements des grands muscles longitudinaux du corps». In der Tat gilt für *Hydatina* ganz allgemein, daß die Kronenmuskulatur aus Teilen der Retractormuskulatur besteht.

(Dazu kommen allerdings noch Teile der hier zum ersten Male genau studierten Muskulatur des Pharynx und der Mundbucht.)

Vor allen wollen wir jetzt die Begründung geben, warum wir ZELINKAS Einteilung der Muskulatur in Haut- und Leibeshöhlenmuskeln aufgegeben haben.

Als Hautmuskeln kennzeichnet ZELINKA solche, bei denen die Fibrillen in einer Schicht zu einem Bande geordnet sind, die von Strecke zu Strecke an der Haut inserieren, so gewissermaßen in einzelne Abschnitte zerfallend. Eine histologische Wertung (ob Zelle) konnte er nicht geben, da er keine Kerne gefunden. Diese Muskeln sind quergestreift.

Die Leibeshöhlenmuskeln werden zuerst als glatte contractile Faserzellen charakterisiert, später jedoch eingeräumt, daß sie auch quergestreift sein können und Zusammensetzung aus Fibrillen manchmal erkennen lassen. Sie bestehen entweder aus contractiler Rinde mit centralem Plasma, das an der Stelle des Kernes aus der contractilen Hülle vorquillt, oder sind kernlose contractile Fäden, doch setzt der Autor hinzu, daß PLATE das Vorkommen solcher Elemente bestreite. Endlich sind sie außer mit Ursprung und Ansatz nicht an der Cuticula befestigt.

Die Hautmuskeln, unter denen wir Ring- und Längsmuskeln finden, sollen dem Hautmuskelschlauch andrer Würmer entsprechen.

Eine Reihe von Autoren hat diese Einteilung übernommen, doch machen sich neuerlich mehrfach Bedenken dagegen geltend.

So schreibt Wierzejski S. 70 von den Hautmuskeln: »Einige derselben erscheinen sogar als Fortsetzung von Leibeshöhlenmuskeln. Es ist somit schwer, in jedem einzelnen Falle zwischen Haut- und Leibeshöhlenmuskeln eine scharfe Grenze zu ziehen.« Hlava betont S. 298 (1906), daß eine histologische Unterscheidung beider Gruppen nicht immer möglich sei, »was aber die Lage betrifft, läßt sich nichts gegen jene Einteilung einwenden«. Hirschfelder endlich schreibt S. 312: »Der von Zelinka und andern für die von ihnen untersuchten Arten behauptete fundamentale Unterschied im histologischen Bau zwischen der Haut- und Leibeshöhlenmuskulatur ist jedenfalls bei *Eosphora* nicht vorhanden. Deshalb wäre es verfehlt, beide Muskelgruppen hinsichtlich ihrer feineren Struktur getrennt voneinander zu behandeln.« Er teilt dann die Muskeln ein: »1. Muskeln mit peripherer Anordnung der contractilen Substanz und centralem Sarcoplasma. 2. Muskeln mit einseitig angelagertem Sarcoplasma und 3. Muskeln ohne deutlich nachweisbares Sarcoplasma.«

Bei *Hydatina* finde ich nun zunächst alle Muskeln quergestreift. Dies gilt nicht nur für die von uns als Skeletmuskulatur beschriebenen Gruppen, die also Haut- und Leibeshöhlenmuskeln umfassen, sondern auch für die Eingeweidemuskulatur und die des Pharynx. Wenn diese Querstreifung auch nicht auf allen Präparaten gleich gut hervortritt, also bald einmal bei diesem bald bei jenem Muskel ganz oder streckenweise nicht gesehen wird; so ist das nichts andres als was auch sonst wohl bei der Untersuchung quergestreifter Muskulatur begegnet. Im Pharynx habe ich die Querstreifung nicht überall sicher nachweisen können. Nur da, wo die einzelnen Fibrillen grob sind (M. abductor caudae ventralis) oder mehrere zu einem Bündel vereinigt sind, tritt die Querstreifung deutlicher hervor. Sonst hat man nur hier und da an dem betreffenden Muskel den Eindruck, so etwas wie Querstreifung zu bemerken. Bestimmend für mich, die Querstreifung für die ganze Pharynxmuskulatur anzunehmen, sind vor allem de Beauchamps viel schärfere Bilder Tafel III u. VII (1909), besonders von *Brachionus*, die er durch seine Dreifachfärbung erhielt.

Nur zwei Muskeln finde ich stets glatt und viel blasser in Färbung, den M. adductor caudae dorsalis im Mastax und den Hauptsphincter des Magens (Sphincter pylori). Letztere Tatsache ist recht interessant. Da

bei *Hydatina* selten eine Furche zwischen Magen und Darm deutlich markiert ist, hebt der Sphincter pylori sich hier nicht als etwas Besonderes ab. Bei verwandten Formen aber stellt er offenbar, tonisch erregt, einen Abschluß zwischen Magen und Darm dar. Daß solcher Aufgabe glatte Muskulatur ihren allgemeinen physiologischen Eigenschaften nach besser gewachsen sein wird als quergestreifte, ist leicht ersichtlich. Das übrige die Peristaltik besorgende Muskelnetz und der Sphincter sind also bis zu einem gewissen Grade verschiedene Organe, bei andern Arten offenbar in noch höherem Maße als bei *Hydatina*, wo jedoch in der Histologie sich noch deutlich der ursprüngliche Gegensatz ausspricht.

Jedenfalls läßt sich mit Querstreifung und Nichtquerstreifung zur Unterscheidung von Leibeshöhlen- und Hautmuskeln bei *Hydatina* nichts machen, wie auch schon ZELINKA 1888, S. 377 implicite einräumt, und wenn er das gleiche auf Grund von PLATES Beobachtungen auch mit der Zusammensetzung aus Längsfibrillen tut, so kann man nur sagen, daß solche bei *Hydatina* sich sowohl in typischen Haut- als typischen Leibeshöhlenmuskeln findet.

Die Anordnung von Plasma und contractiler Substanz auf dem Querschnitt, muß natürlich bis zu einem gewissen Grade von der Insertion des Muskels abhängen. Setzt derselbe sich breit mit allen Fibrillen gleichzeitig nebeneinander an die Haut, so wird kurz vorher die contractile Substanz ausgebreitet sein, vielleicht auch weiter hin. Solcher flachen Insertion an der Haut dürfen wir wohl die Bevorzugung der Bandform bei den Hautmuskeln zuschreiben. Im übrigen stimme ich PLATE bei, daß es plasmalose Muskeln, wenigstens bei meinem Objekt, nicht gibt.

Vier Anordnungen finde ich:

1. Das Plasma wird von der contractilen Substanz allseitig umfaßt. Dies Verhalten liegt vor bei einigen Pharynxmuskeln (Abductor caudae medius, M. scapalis) und auf kurze Strecke bei zwei typischen Leibeshöhlenmuskeln, dem M. retractor centralis und dem M. retractor lateralis superior, beide Male kurz ehe sie sich aufspalten. Sonst gehören diese Muskeln dem zweiten Typus an.

2. Das Plasma liegt ganz oder teilweise in einer tiefen Rinne von contractiler Substanz. Hierher gehören außer einigen Pharynxmuskeln: der Retractor centralis, der Retr. lateralis superior und die Pars coronaria des ersteren. Letztere ist im Gegensatz zu den übrigen ein typischer Hautmuskel mit zahlreichen Befestigungen am Coronarfeld.

3. Das Plasma liegt auf einer Seite der bandartig ausgebreiteten

contractilen Substanz an. Hierher gehören außer einigen Pharynxmuskeln die Längs- und Ringmuskeln der sog. Skeletmuskulatur.

4. Das Plasma liegt in sehr geringer Menge etwas einseitig einer runden contractilen Faser an. Diese Gruppe dürfte den plasmalosen Muskeln von ZELINKA entsprechen. Es gehören hierher die Dorsoventralmuskeln, also typische Leibeshöhlenmuskeln, die Mm. sphincteroris und cerebralis, die Cutaneovisceralen und Visceralmuskeln, von denen man die Cloacalmuskeln wohl zweifellos als Hautmuskeln ansehen muß.

Wenn nun auch Verlauf parallel der Oberfläche, sowie die damit gegebenen Insertionsverhältnisse offenbar, besonders wenn reichlich Zwischeninsertionen vorkommen, den Bandhabitus begünstigen, so ist die Stärke des Muskels doch wesentlich mit formbestimmend. Ganz starke Muskeln sind rinnenförmig, das kann selbst bei Hautmuskeln vorkommen. Weniger starke, besonders Hautmuskeln, sind bandförmig, noch schwächere aus naheliegenden Gründen ein schmales Band oder ein einfacher Faden. Daraus versteht sich auch, daß Teile ein und derselben Zelle teils diesen, teils jenen Habitus zeigen: Der Retractor lateralis inferior gehört dem Bandtypus an, seine Pars coronaria (sehr schwach) zeigt Fadentypus. Der Retractor centralis hat Rinnenform, sein seitwärts in die Pars coronaria übergehender Teil (also sicher noch ein Stück Leibeshöhlenmuskel) hat Bandform. Wenn trotz ihrer Stärke die Mm. retractor ventralis und dorsalis (venter posterior) nicht rinnenförmig sind, mag das davon kommen, daß sie nicht einheitliche Bildungen, sondern mehrere parallele Muskeleinheiten darstellen.

Wir sehen also die Ordnung von Plasma zu contractiler Substanz als bestimmt durch die Stärke des Muskels und die Insertionsbedingungen. Unterlage zu einer Einteilung der Muskulatur geben sie nicht ab.

So bleibt nur der topographische Gesichtspunkt. Aber hier hat WIERSEJSKI recht, wenn er sagt, daß derselbe Muskel hier Leibeshöhlen-, dort Hautmuskel sein kann. Ich will mich hier nicht auf den Retractor centralis versteifen, dessen Körperteil ein ebenso typischer Leibeshöhlen- wie der Kronenteil ein Hautmuskel ist, sondern an den M. sphincter corporis quintus erinnern, der, eine einzige Zelle und dorsal typischer Hautmuskel, in der Seitengegend Nerven, Excretionsstämme und Längsmuskeln von innen umgreift und so tief in der Leibeshöhle liegt, wie der Darm nur zuläßt. Ist auch die Subcutanstrecke bei den Mm. sph. corporis II und III wesentlich verkürzt, so liegen hier die Verhältnisse im Prinzip doch genau ebenso. Wo bringen wir endlich den Retractor ventralis unter, der von der Ringfalte des Fußes zur Kronenepidermis

aufsteigt. Ist er, der Form nach ein breites Band, deswegen schon Hautmuskel, weil er, (ohne zu inserieren) in der Körpermitte einen accessorischen Ursprung hat?

Wir finden also, daß die Histologie uns überhaupt keine Grundlage zur Unterscheidung von Haut- und Leibeshöhlenmuskeln abgibt, die Topographie aber eine strenge Scheidung durchaus nicht zuläßt; dies wird nach Besprechung der cellulären Zusammensetzung der Muskulatur noch deutlicher werden.

Danach kann die Bezeichnung Haut- und Leibeshöhlenmuskel als kurze Beschreibung wohl hier und da von Wert sein. Es handelt sich dabei aber nicht um zwei verschiedene Kategorien. Natürlich kann ich sagen, daß auch bei *Hydatina* unter der Haut Ringfasern liegen und dann Längsmuskeln kommen, und dies Verhalten im allgemeinen etwa mit dem der Plathelminthen vergleichen, aber ich kann die Homologisierung nicht bis auf alle einzelnen Muskeln durchführen und lasse sie daher in der Anatomie der Rädertiere als Einteilungsprinzip besser beiseite.

Ungezwungen gruppiert sich die Muskulatur nach physiologischen Systemen, ohne daß wir von einer derartigen Einteilung mehr wollen als daß sie uns für die Einzelbeschreibung eine übersichtliche Reihenfolge bietet.

Hier mag noch ein Hinweis ZELINKAS Berücksichtigung finden, darauf nämlich, daß sich in der Mitte des Rädertierkörpers eine Zone finde, in der die Längsmuskeln unterbrochen seien, d. h. eine Zwischeninsertion sich fände (1888 S. 374). Daß dies bei manchen Rädertieren nicht recht stimmen will, darauf ist schon anderweitig hingewiesen. Für Muskeln, die nur einer Körperhälfte angehören, kann es natürlich nicht in Betracht kommen, aber man wird ihren Ursprung in der Nähe dieses Muskeläquators erwarten. HLAVA schließt sich S. 297 an ZELINKA an.

Zwischeninsertionen finden wir nun auch bei *Hydatina*, das muß ja schon sein, wenn die Muskelwirkung auf Krone und Schwanz eine von der andern unabhängig sein soll. Aber diese Stellen sind keine Unterbrechungen. Vielmehr möchte ich sagen, zeigt die Einrichtung der Zwischeninsertionen mit ihren merkwürdig einander übergreifenden Zacken eine peinliche Vermeidung jeder Lücke in einem Längsmuskel und damit jeder besonders starken Spannung einer kleinen Cuticularstrecke.

Entsprechend stehen auch die Zwischeninsertionen an sehr verschiedener Höhe. Man ziehe nur die Linie von dem accessorischen

Ursprung des M. retractor ventralis zu dem des M. retractor lat. inf. und weiter zur Insertion des Retr. lat. med. Daß endlich der Retractor dorsalis überhaupt zwei Zwischeninsertionen hat, macht für *Hydatina* die Vorstellung unmöglich, daß hier eine selbst starke zickzackförmige Unterbrechungslinie bestehe. Daß bei Loricaten eine solche mehr hervortreten mag und auch sonst wohl betont ist, bei *Hydatina* aber nicht existiert, findet ja in dem Hautskelets jener eine ausreichende Erklärung. Daß das Fehlen der Linie bei unsrer Form nicht rein sekundär ist, dafür scheint mir das Vorhandensein eines Mittelstückes im M. retractor dorsalis zu sprechen.

Der celluläre Aufbau der Muskulatur bei Rädertieren ist, soviel ich sehe, noch nirgends eingehend besprochen worden. Der klassische Zelinka hat vielfach die Kerne vermißt und enthält sich jeder Meinung und der neueste Untersucher der Rädertierhistologie, Hirschfelder, spricht sich sehr vorsichtig in einer Richtung aus, der wir nicht folgen werden.

Lassen wir zunächst die Pharynxmuskulatur aus dem Spiele, deren Charakter wir ja oben S. 604 bereits scharf genug gekennzeichnet haben, und wenden wir uns der Skeletmuskulatur zu, die uns zunächst allein als Grundlage diene.

Sind die Muskelelemente bei *Hydatina* Muskelfasern oder Muskelzellen oder was sonst? Am einfachsten beurteilt sich diese Frage bei einzelnen kleineren Muskeln. So sind die Ringmuskeln 2—3 sicher einfache Muskelzellen. Deutlich von den übrigen Muskeln getrennt, besitzen sie je einen Kern. Ihnen schließen die Ringmuskeln des Körpers 4—8 sich an, die nur von beiden Seiten in der dorsalen Mittellinie zusammenstoßen. Sehr einfach liegen die Verhältnisse auch beim M. cutaneo-dorsalis, retinaculum sphincteros, bei Mm. dorsooralis ant., dorsopharyngeus, ventro pharyngeus, pedis obliquus und den Cloacalmuskeln u. a. Unter den größeren Muskeln ist zweifellos der M. retr. lateralis sup. ein einheitliches einkerniges Muskelindividuum, also eine Muskelzelle.

Wie steht es nun mit den andern Retractoren.

Am leichtesten können wir uns wohl ein Bild von den unteren und mittleren Lateralretractoren machen. Jeder derselben zerfällt durch die Zwischeninsertion in zwei Hälften, die einzeln innerviert werden und jede ihren Kern hat. Wir werden also jede als eine besondere Muskelzelle auffassen. Ebenso leicht werden wir mit dem Mittelstück des M. retractor dorsalis fertig. Es spannt sich zwischen zwei Cuticular-

befestigungen aus und ist für sich innerviert und besitzt seinen eignen Kern.

Anders stehen der hintere Teil des Dorsalretractors und der M. retractor ventralis. Der kleinere Teil des ersteren stellt sich, wenn auch mit Zwischeninsertion, doch als ein selbständig innerviertes einkerniges Muskelzellchen dar. Dagegen zeigt der größere Teil drei Kerne. Betrachten wir aber unsre Schnitte genau, so geht eine Dreiteiligkeit aus Quer- und Längsschnitt deutlich hervor, und wenn auch die Grenzen im plasmatischen Teil nicht auf allen Schnitten deutlich sind, so glaube ich doch jedem einzelnen seinen Kern zuweisen zu können. Ich fasse also diesen Muskelteil als drei parallele Muskelzellen auf. Das gleiche läßt sich dann auch für den M. retractor ventralis annehmen. Wenn auch bei ihm die Dreiteilung im Querschnitt nicht deutlich ist, so spricht doch die dreifache Innervierung wohl dafür, daß er aus drei Zellen aufgebaut ist.

Sehen wir uns noch den vordersten Teil des Retractor dorsalis an, so finden wir hier nur einen Kern und eine Innervation. Die contractile Substanz dagegen teilt sich sehr bald, und eine der Teilfasern erhält von der Rückenmitte noch einen accessorischen Kopf. Da wir es hier aber häufig mit verästelten Fasern zu tun haben (vgl. die Verhältnisse an den Zwischeninsertionen und die vordere Endigung der Mm. retractores lat. inf., med. und sup.), so begegnet die Auffassung dieses vordersten Teiles des Retractor dorsalis als einer verzweigten Muskelzelle auch keinen ernstlichen Schwierigkeiten. Die kleinen geraden Schwanzmuskeln charakterisieren sich ebenfalls leicht als Muskel zellen, und in dem ventromedialen Fibrillenbündel des Fußes einen zurückverlagerten Ursprung einer der Retractor ventralis-Zellen zu sehen, ist bei überhaupt verzweigten Muskeln naheliegend.

Der Erörterung vorbehalten bleiben also noch der M. sphincter coronae und die komplizierten Systeme des M. retractor centralis und M. sphincter corporis primus.

Ersterer bietet nur insofern gegen die andern Sphincteren einen Unterschied, als eine Unterbrechung des Faserverlaufes weder dorsal noch ventral bemerkbar wird, ja beim Fehlen einer mediodorsalen Insertion hier auch undenkbar scheint. Wir hätten also einen kontinuierlichen Fibrillenring vor uns, und ebenso zeigen unsre Schnitte einen kontinuierlichen Protoplasmaring. Dieser Muskel tritt uns somit als ein zweikerniges Syncytium entgegen, dessen Ursprung aus zwei getrennten Zellen uns die paarigen Kerne und Innervationen nahezulegen scheinen.

Es mag bei dieser Gelegenheit darauf verwiesen werden, daß im Pharynx gleiches vorkommt. Während sonst alle Muskeln schöne einkernige Zellen sind, verhalten sich die Muskeln, bei denen offenbar der kontinuierlich transversale Faserverlauf die Hauptsache ist, wie eine Ausnahme. So habe ich zwischen den symmetrischen Hälften der Mm. adductor ventralis, abductor dorsalis und transversus eine Grenze nicht gefunden, muß sie also auch für zweikernige sekundäre Einheiten (Syncytien) halten.

Aber außer diesen breiten Vereinigungen vom Plasma und contractiler Substanz finden wir noch andre nicht so mächtige Verbindungen sonst selbständiger Muskeln, nämlich einen Fibrillenaustausch. Das kann bei Zellen mit Neigung zur Verzweigung wohl nicht auffallen. Beschrieben haben wir solchen Fibrillenaustausch an der lateralen Retractorenkreuzung, wo eine Faser vom Retr. lat. inf. sich mit dem medius und Fibrillen von diesem mit dem superior verbinden. Noch auffallender ist dies Verhalten bei den Ursprüngen der Mm. retractores laterales inf. und med. (siehe S. 559 f.), und diese leiten zu Verbindungen über, wie wir sie bei dem M. sphincter corporis primus und M. retractor lat. quartus finden, wo ein System aus den Fibrillen zweier Zellen aufgebaut wird (s. S. 570).

Damit haben wir nun dieselben Verhältnisse erreicht, wie sie für die Muskulatur des entodermalen Darmteiles typisch sind. Daß auch hier Muskelzellen isoliert bleiben können, beweist der kleine quere ventrale Muskel (S. 540).

Auch die Cutaneovisceralmuskeln zeigen in der Leibeshöhle den Charakter gut isolierter Muskelzellen, vereinigen sich aber am Darm durch Fibrillenaustausch mit dem dort auf gleiche Weise entstandenen Muskelnetz. In letzterem lassen sich einzelne Muskelzellen nicht mehr scharf abgrenzen, und die Darmmuscularis nimmt so syncytialen Charakter an, den wir jedoch den großen Skeletmuskeln, bei denen der Faseraustausch meist ein geringer bleibt, nicht zuschreiben.

Nach dieser Sachlage werden wir auch aus der Tatsache, daß an den Zwischeninsertionen oft einige Fibrillen kontinuierlich von dem einen Abschnitt auf den andern überzugehen scheinen, keinen Grund ableiten, beide nicht als selbständige Zellen anzusprechen.

Viel inniger ist allerdings die Vereinigung der Pars somatica und coronaria des M. retractor centralis, bei der sehr bedeutende Teile der contractilen Substanz von einem System in das andre übergehen und der Plasmasack mit Kern, den wir der Pars coronaria zurechnen könnten,

mit den vorderen Teilen der Pars somatica in mindestens ebenso enger Beziehung steht. Hier erscheint, wenn wir die Entstehung der Retractor centralis-Systeme aus je zwei ursprünglich selbständigen Zellen annehmen wollen, für den ausgebildeten Zustand die Bezeichnung Syncytium am Platz. Daß auch die beiderseitigen Partes coronariae sich (als transversale Züge) kontinuierlich miteinander verbinden, so daß ein vierkerniges Syncytium entsteht, sei kurz bemerkt.

Nur für die zweikernige Abductor ventralis-Zelle des Pharynx scheint mir begründeter Verdacht zu bestehen, daß es sich nicht um ein Syncytium handelt, da sie völlig einheitlich erscheint. Ist doch auch sonst Mehrkernigkeit in Zellen, die beträchtlich groß sind (und die genannte ist die größte Muskelzelle des Mastax) keine Seltenheit. Immerhin könnte man an eine gleiche Deutung für die Zweikernigkeit des Retractor centralis denken. Sicherheit darüber kann nur die Entwicklungsgeschichte bringen.

Einstweilen entwerfen wir folgende Darstellung unsrer Auffassung über die histologische Wertung der Rädertiermuskulatur. Quergestreifte (in wenigen Fällen glatte) Muskelzellen, die häufig verzweigt sind, setzen sie ursprünglich zusammen, und wenn auch hier und da ein Fibrillenaustausch statthat, bleiben die Zellen doch ziemlich selbständig. Nur wo transversal oder circulär kontinuierliche Fasern zur Ausbildung kommen sollen, verschmelzen die homotypen Zellen mit dem ganzen Querschnitt zu einer einheitlichen Bildung (Syncytium). Am Darm wird durch den reichlichen Fibrillenaustausch der nur zarten Zellen ein Netz geschaffen, dem auch die cutaneovisceralen Muskelzellen sich kontinuierlich verbinden.

Diese Verhältnisse würden für die Möglichkeit der Ausbildung einheitlicher Fibrillen durch mehrere Zellen sprechen. Doch wird die Beweiskraft unsres Objektes durch die Kleinheit aller Verhältnisse sehr beeinträchtigt.

Bei der oben skizzierten Auffassung der Muskulatur zeigt sich dann, daß, von den Ringmuskeln abgesehen, jede Muskelzelle (mit ganz wenigen Ausnahmen) sich ihrer ganzen Länge nach frei zwischen Ursprung und Ansatz ausspannt und ihre Lage unter der Haut oder tiefer in der Leibeshöhle nur davon abhängt, ob die Cuticula wesentlich gerade oder gekrümmt auf dieser Strecke verläuft. Auch diese Erkenntnis scheint der Einteilung in Haut- und Leibeshöhlenmuskeln nicht günstig.

Außer der Verbindung der Muskelzellen durch Fibrillenaustausch, bei dem wohl auch eine sarcoplasmatische Verbindung eintreten wird,

da wir ja nackte Fibrillen nicht kennen, beschrieben wir als Schleier auch rein sarcoplasmatische Zusammenhänge verschiedener Muskeln. Diesen wesentlich interessanteren Bildungen müssen wir jetzt noch einige Worte widmen.

Wir sind nicht die ersten, die diese Dinge gesehen haben. Gast bildet von *Apsilus* dieselben von der Gegend der lateralen Retractorenkreuzung in Figur 3 ab, und Zelinka zeichnet die Schleier der Ringmuskeln, aber als Nerven (1888, Fig. 23).

Somit hätten wir zuerst zu untersuchen, handelt sich's hier um Nerven oder um Sarcoplasma?

Für letzteres spricht zweierlei: Erstens ist das Aussehen der Mehrzahl dieser Bildungen in unsern Präparaten, das einer Sarcoplasmabrücke zwischen zwei Muskeln, d. h. die Substanz der Brücke gleicht durchaus dem Sarcoplasma der Muskeln, und das Sarcolemm geht kontinuierlich über dieselbe von einem Muskel in den andern über. Dazu kommt, daß die Brücken oft sehr breit sind, breiter als irgendein Körpernerv, oder mindestens als der einzige Nerv, dessen Ast sie in der betreffenden Gegend darstellen könnten.

Der zweite Punkt ist der, daß wir Schleierverbindung vielfach an Stellen haben, wo wir Nerven nicht erwarten würden. So sind die beiden Teile der Pars coronaria m. retract. centralis durch sich kreuzende Schleier verbunden, und ebenso findet eine solche Vereinigung zwischen den beiden Retractores ventrales statt. Muskeln, die sich jeder direkt dem Nerven anlegen, wie die oberen Sphincteres corporis, verbinden sich doch durch Schleier.

Wenn man also aus dem mikroskopischen Bild irgend etwas schließen darf, und wenn man nicht mehrfache Innervationen derselben Muskelzelle, oder gar die Ausspannung eines Nervenkreuzes zwischen zwei Teilen desselben Muskels annehmen will, muss man auf die Deutung dieser Bildungen als Nerven verzichten.

Die Schleier sind nun weit verbreitet zwischen den Muskeln. Sie verbinden das ganze Ringsystem des Körpers untereinander, aber auch viele andre Muskeln, z. B. den vordersten Teil des Retractor centralis mit M. sphincter coronae. Im einzelnen müssen wir auf den speziellen Teil verweisen.

Was die Innervation der Muskulatur betrifft, ist die Angabe von Doyèreschen Hügeln durch Greef von den Nachuntersuchern bald in Abrede gestellt. Genauere Angaben jedoch finden wir außer Zelinkas Zeichnungen sehr wenig. Meine Untersuchungen an *Hydatina* haben mir nun die Überzeugung gegeben, daß wir es hier mit ganz denselben

Verhältnissen zu tun haben wie bei den Nematoden, daß nämlich die Muskelzelle sich ihre Innervation am Nerven holt.

In allen den Fällen, wo sich der Muskel mit seinem Sarcoplasma an den Nerven anlegt, ohne besondere Fortsätze zu bilden, wie bei den unteren Zellen der Mm. retractores laterales inf. et medius, macht diese Deutung natürlich keine Schwierigkeit, ebensowenig wo, wie bei dem vorderen Teil des erstgenannten Muskels, nur eine mäßige Erweiterung des Sarcoplasmas die Verbindung mit dem Nerven herstellt. Aber diese Stellen beweisen auch nicht sicher.

Stellen, die für die Demonstration unsrer Anschauung klassisch sind, sind:

1. Der Kern und das Plasma der Pars coronaria M. retractoris centralis. Hier sieht man aus dem beim Übergang von Körper in Kronenteil gewissermaßen aufgesplitterten contractilen Cylinder das Sarcoplasma vorquellen. Es enthält einen Kern, und von hier erstreckt sich ein sarcoplasmatischer dicker Fortsatz an den Nervus principalis (Fig. 46), der diesen an Durchmesser beträchtlich übertrifft.

2. Der Plasmafortsatz des M. sphincter coronae, wie er (S. 552) beschrieben ist.

3. Die mittlere Nervenverbindung des M. retractor ventralis (S. 559). Doch ist diese schon wesentlich schwächer als die andern, wenn auch noch stärker als der Nerv.

Im Habitus unterscheiden sich diese Innervierungsfortsätze, wie wir oben beschrieben haben, in nichts vom Sarcoplasma oder von den stärkeren Schleiern. In den beiden ersterwähnten Fällen ist eine andre Deutung als die hier gegebene völlig ausgeschlossen, besonders da eine andre Innervierung beim Sphincter sicher nicht vorkommt.

Entsprechende, wenn auch dünnere und oft längere Verbindungen, zumeist von der Kerngegend der Muskelzelle aus mit dem Nervensystem, finden wir noch an vielen Muskeln. Ich verweise hier auf das oben über den hinteren Teil des M. retractor dorsalis, der vordersten und hintersten Innervation des M. retractor ventralis, den M. sphincter corporis quartus Gesagte. Etwas abweichend topographisch ist der dicke Plasmafortsatz, der vom vordersten Teil des M. retractor dorsalis sich in das Gehirn einsenkt, im Prinzip aber die gleiche Sache.

Wird der Innervationsfortsatz sehr fein, wie etwa bei den Cloacalmuskeln, so ist natürlich seine histologische Natur nicht mehr sicher zu erkennen. Im ganzen kann ich sagen, daß nur an einer Stelle mir ein sicherer rein motorischer Nerv begegnet ist, das ist der Ramus dorsalis des Hauptnerven, dem der mittlere Teil des M. retractor dor-

salis einen plasmatischen Hügel entgegen schickt, und der dann an diesem Muskel nach hinten zieht. Vielleicht hat auch dieser Nerv ursprünglich nicht bloß die Bedeutung einer motorischen Faser für genannten Muskel besessen.

Von allen Skeletmuskeln habe ich mir eine Vorstellung ihrer Innervierung bilden können, wie aus der Einzeldarstellung der Muskeln ersichtlich ist, und zwar mit der obigen Ausnahme in der Art, daß der Muskel sich seine Innervation durch direkte Anlagerung oder einen Fortsatz am Nerven holt.

Nur vier Muskeln machen Schwierigkeit. 1. Die beiden letzten Körperringmuskeln, 2. der Dorsocutaneus, 3. das Retinaculum des Sphincter coronae, doch sind diese Muskeln wieder durch Schleier mit andern direkt die Nerven erreichenden Zellen verbunden. Wir müssen also, um diese Schwierigkeit zu überwinden, am besten annehmen, daß die Schleier ihnen den Reiz zuführen, und ich glaube, das können wir auch ohne jede Hilfsannahme.

(Solche wären, daß entweder doch ein feiner nicht nachweisbarer Nerv, schwer sichtbar durch die Anlagerung an den dem Nerven direkt verbundenen Muskel und die Verbindungsbrücke, die Innervation besorge, oder daß der leitende Schleier sich am andern Muskel und dessen Innervationsfortsatz bis zum Nerven ziehe, also selbst ein Innervationsfortsatz sei. Die erstgenannten Flucht ins Übersinnliche halte ich nicht für berechtigt, solange eine andre Erklärungsmöglichkeit bleibt; dies gilt auch von dem zweiten Fall, wenn wir nicht eine Fusion der aneinander gelagerten Sarcoplasmen annehmen wollen, wodurch ja ein den Tatsachen, aber auch unsrer ersten Erklärung völlig entsprechender Zustand sich ergäbe.)

Darüber, daß das Sarcoplasma reizleitend ist, oder besser, daß auch der nicht zu contractilen Fibrillen differenzierte Teil eines Muskelelementes Reize leiten kann, darüber wird wohl kein Zweifel bestehen. Die Verhältnisse bei Nematoden beweisen es zweiefellos, ebenso die Blochmannsche Klarstellung der Verhältnisse von Myoblasten zu contractilen Fasern und Nerven bei Plathelminthen. Auch für unsern Fall, für *Hydatina*, ist diese Tatsache durch die Art des Reizempfanges nach Nematodenart bei zum mindesten vielen Muskeln gesichert. Ist aber das Sarcoplasma leitend, so muß die Erregung auch auf dem Wege der Schleier von einem Muskel auf den andern übergehen können [1].

[1] Auf die Frage leitender Fibrillen im Myoplasma gehe ich hier nicht ein, bei unserer Gegenüberstellung von contractilen und nicht contractilen Bestand-

Das läßt uns auch die Schleierbildung verstehen, wo sie als Nervenleitung überflüssig scheint. Hier mag sie koordinierend wirken, so zwischen den beiden Retractores ventrales, so im ganzen Sphinctersystem. Auch die gekreuzten Schleier erhalten in der Pars coronaria so einen Sinn.

Nun sind die als nicht direkt innerviert verzeichneten Muskeln solche von mehr oder minder geringer Entwicklung. Der letzte Sphincter corporis ist zweifellos rudimentär, und der vorletzte scheint auch auf dem Wege zu sein, es zu werden. Zum mindesten wird man von der Kontraktion des letzten allein einen Nutzeffekt nicht erwarten, und so erscheint es völlig genügend, wenn er sich an der Kontraktion der übrigen Sphinctermuskulatur mit beteiligt. Es mag als Parallele darauf verwiesen werden, daß für die letzten kleinen Muskelzellen im Schwanz der Oikopleuren auch noch keine Nerven gesehen sind, während sie sich für die übrigen im Leben, am Dauerpräparat und an Schnittserien gut auffinden lassen.

Auch der M. cutaneus dorsi macht einen rudimentären Eindruck. Die Bedeutung der Retinacula ist mir zu wenig sicher, als daß ich über sie ein bestimmtes Urteil abgeben möchte. Jedenfalls scheint mir, da wir doch Leitung der Erregung durch das Sarcoplasma annehmen müssen, es nicht unwahrscheinlich, daß für die obengenannten rudimentären Muskeln nur solch ein indirekter Zusammenhang mit dem Nervensystem besteht. Besonders ist die Lage des M. sphincter corporis VIII und M. cutaneus dorsi eine so isolierte, daß man einen zu ihnen tretenden Nervenfaden wohl kaum übersehen oder für etwas andres halten kann.

Interessant ist es fraglos, daß wir bei *Hydatina* auch in der Muskulatur deutlichen Hinweis auf zum Teil sekundäre Verhältnisse finden, diese Form also nicht ohne weiteres als Ausgangstyp der Rädertiere wählen dürfen.

7. Vergleich der Rädertiere mit anderen Tieren.

Ein paar Worte über phylogenetische Beziehungen wird man vielleicht doch erwarten. Ich fasse mich möglichst kurz.

Da ich der Meinung bin, daß e i n Wimperkranz, der Bewegungsorgan ist, sich im vorderen Teil des Körpers differenzieren wird, — wenn er der Ernährung dient, aber in der Nähe des Mundes, so sieht man,

---

teilen der Zelle würden sie zu letzteren zu rechnen sein, die wir der Kürze wegen insgesamt schlechtweg Sarcoplasma nennen.

daß eigentlich aus beiden Gründen adorale, d. h. prä- oder postorale Wimperkränze entstehen werden.

Damit ist die Möglichkeit mehrfacher phylogenetischer Entwicklung solcher Organe eigentlich schon ausgesprochen und eine Warnung vor der Überschätzung des Wertes eines z. B. präoralen Ringes bei stammesgeschichtlichen Untersuchungen. Durch die Anwesenheit eines prä- oder postoralen Ringes oder beider läßt sich aber unsrer Meinung nach schlechterdings keine Gruppe charakterisieren, dann ist für sie eben jeder Wimperring charakteristisch.

Für die Trochophora halten wir den präoralen Kranz für charakteristisch. Ist nur ein postoraler vorhanden, so spricht das nicht für direkte Beziehung zur Trochophora, wenn man auch aus andern Gründen trotz des Fehlens des präoralen Ringes die betreffende Larve zum Trochophoratyp rechnen mag.

So wie sie sind, zeigen die Rädertiere, in erster Linie denke ich an *Hydatina*, weder einen typischen prä-, noch postoralen Wimperkranz. Daher stehe ich auf de Beauchamps Standpunkt, daß sich aus dem Bau der Wimperorgane die nahe Beziehung zwischen Rädertieren und Trochophorae nicht erhärten läßt.

Außer der eben erwähnten Trochophoraverwandtschaft der Rädertiere ist ihre Beziehung zu Gastrotrichen und Nematoden mehrfach, besonders von Bütschli, erörtert worden. Beide Punkte wären also zu prüfen.

Nachdem wohl die Ableitung des Trochophorastammes von Rädertieren nicht mehr viele Anhänger hat, wäre noch die Frage, ist das Rädertier eine neotenische Würmer- oder Molluskenlarve. Die morphologische Stufe unsres Organismus ist zweifellos die gleiche wie bei jenen Larven: Cölom fehlt, daher mesenchymatische Muskulatur in primärer Leibeshöhle, Nervensystem aus der Haut gesondert, Urniere, Darm mit Mund und After, kein Gefäßsystem. Darin stimmen sie aber bis auf den After auch mit den Turbellarien überein. Vergleicht man die näher studierten Trochophorae mit den Rädertieren, so fehlt jede weitere Übereinstimmung.

Mehr ins Einzelne gehen dürfte man vielleicht bei den Veligerlarven und andern Molluskenlarven. Die allgemeine Entwicklungsstufe stimmt hier wie dort. Bezüglich des Flimmerapparates weist de Beauchamp darauf hin, daß hier sich eher ein ausreichlicher Vergleich finden dürfte. Das Nervensystem der Veligerlarven ist ja nicht so gut bekannt wie das von *Lopadorhynchus* etwa, immerhin ließe sich das Nervensystem, wie es bei *Hydatina* vorliegt, leichter mit dem der Mollusken

als mit dem der Anneliden vergleichen. Schon DE BEAUCHAMP wies darauf hin, daß das Ganglion suboesophageale kein unteres Schlundganglion ist, hat es doch mit den Längsnerven nichts zu tun. Dagegen steht seiner Auffassung als Buccalganglion nichts entgegen (1909 S. 50 und zitiert für sich auch ZELINKA 1888). Die seitlichen Hauptnerven ließen sich am ehesten Pleurovisceralstämmen vergleichen, und die Ganglienansammlung hinten ventral von der Cloake würde damit wohl übereinstimmen. Am Darm ruft die HATSCHEKsche Abbildung der *Teredo*-Larve mit ihren Leberanlagen sofort den Gedanken an die pankreatische Drüse der Rädertiere wach. (Was endlich den Kauapparat betrifft, so scheint mir der Vergleich mit der Radula eher möglich, als mit den bisher herangezogenen Kauwerkzeugen der Anneliden und Insekten. Selbstverständlich würden wir nur eine Querreihe von Zähnen heranziehen.)

Abgesehen von der Radula aber — und der Vergleich ist jedenfalls sehr problematisch — könnten die genannten Züge der Organisation auch aus der Turbellarienorganisation abgeleitet werden. Das Convergenz bei der Erzeugung solcher Ähnlichkeit eine Rolle spielen kann, gebe ich DE BEAUCHAMP gerne zu.

Wenn ich nun auch glaube, daß am ehesten die Mollusken und ihre Entwicklungsstadien eine Parallele zu den Rädertieren hergeben, so scheint mir deren Auffassung als neotenischer Molluskenlarven doch sehr unwahrscheinlich, da sie in mancher Beziehung doch weit höher stehen als Molluskenlarven, dieser Punkt aber nicht in der Richtung der Molluskenontogenie liegt, wie z. B. die hohe Ausbildung des Urnierensystems, sondern eher an niedere Formen anschließt.

Die zweite phylogenetische Reihe, in der die Rotiferen eine Rolle spielen, ist die obengenannte: Rotiferen, Gastrotrichen, Nematoden. Auch GROBBEN stellt in seinem Lehrbuch diese Gruppen (mit andern) zusammen als Aschelminthen und hält die oben gegebene Reihenfolge ein. DE BEAUCHAMP will lieber die Gastrotrichen als ursprünglich ansehen und von ihnen die Rädertiere ableiten, jedenfalls in ihnen den stärker vom Ursprung sich entfernenden Zweig sehen. Uns will hier scheinen, daß doch wohl die Rädertiere ursprünglicher sein mögen.

Zunächst können wir uns der Ansicht nicht anschließen, daß der Mastax sich leicht auf den dreistrahligen Pharynx (z. B. nach Art der Nematoden) zurückführen läßt. Daß man in einer bestimmten Richtung und in einer gewissen Höhe e i n e n Durchschnitt trifft, der sich im allgemeinen als dreistrahlig beschreiben läßt, beweist garnichts. Umgekehrt finde ich es gerade nicht leicht, sich die eine Pharynx-

bildung in die andre umgewandelt zu denken, wie die obige Reihe es fordert.

Zweifellos aber scheinen mir folgende Momente für primitiveres Verhalten der Rotiferen zu sprechen. 1. Das Vorhandensein der Ringmuskulatur, die wir in Rücksicht auf die übrigen niederen Formen wohl als ein ursprüngliches Merkmal ansehen müssen, während ihr Fehlen bei den Gastrotrichen als sekundär und Folge der Verstärkung der Cuticula angesehen werden muß. 2. Die einfachere Bildung des Excretionsapparates bei Gastrotrichen gegenüber dem stark entfalteten der niedersten Würmer. 3. Die einfachere Bildung des Mitteldarmes der Gastrotrichen gegenüber der Bildung von Anhängen oder Ausstülpungen bei vielen Turbellarien, den Trematoden, den Mollusken. Die Bildung des Mitteldarmes, des Schlundes und der Muskulatur sind Charaktere, die bei Gastrotrichen Beziehung zur Nematodenorganisation erkennen lassen, die jedoch auch in beiden Gruppen nur parallel entwickelt sein können. Die Art der Innervation der Muskeln zeigt bei Rädertieren und Nematoden eine auffallende Übereinstimmung. (Wie diese Verhältnisse bei Gastrotrichen liegen, wissen wir noch nicht.) Ob ein solches histologisches Moment sehr hoch zu werten ist, bleibt fraglich.

Ein großer und schwer überbrückbarer Unterschied trennt aber den Bauplan der Excretionssysteme und vor allem des Nervensystems der Rotiferen-Gastrotrichen einer- und der Nematoden anderseits voneinander, so daß es sich in der oben aufgestellten Reihe eben doch nur um eine hübsche Hypothese von vielleicht heuristischem Wert, nicht aber (einstweilen wenigstens) um eine wohlgegründete Theorie handelt. Immerhin muß man bemerken, daß nach dem, was wir bis jetzt über das Nervensystem der Rädertiere wissen, hier recht verschiedene Verhältnisse vorkommen können, die erst weitere Untersuchungen aufzuklären hätten.

Eines Stammbaumes enthalte ich mich natürlich.

8. Continuität zwischen den Zellen.

Interessanter und konkreter als ein Abwägen des Für und Wider von phylogenetischen Einzelhypothesen ist das Problem der syncytialen Struktur der Rotiferen, das sich wohl jedem Untersucher aufdrängt, und auf das de Beauchamp so viel Wert legt.

Zwar glauben wir so weitgehende Vorstellungen von syncytialer Gewebsbildung, wie sie dieser Autor für die epitheliomuskuläre Struktur von Pharynx und Mitteldarm gebracht hat, nicht beipflichten zu sollen.

Aber auch wenn wir von der Vielkernigkeit mancher Zellen absehen, die ja auch sonst im Tierreich weitverbreitet ist, treten uns hier Zellverbindungen in weitestem Maße entgegen.

So sahen wir vor allem, daß die Muskulatur des ganzen Körpers, wiewohl leicht aus dem Begriff der quergestreiften Muskelzelle analysierbar, doch im Grunde ein Continuum darstellt. Ist die Darmmuskulatur ein einheitliches Netzwerk, in das auch die cutaneovisceralen Muskeln übergehen, so herrscht auch im Skeletmuskelsystem häufiger Faseraustausch und spricht dafür, daß mehrere Zellen in der Lage sind, zusammen eine einheitliche kontinuierliche Fibrille zu erzeugen, dazu kommt außerdem weitgehende Verbindung durch die sogenannten Schleier. So hängen alle Ringmuskeln des Körpers untereinander zusammen, und einige von ihnen wieder zeigen plasmatische Verbindung mit Längsmuskeln. Der vorderste Teil des Retractor dorsalis ist in plasmatischer Kontinuität mit dem Sphincter coronae und dem Cutaneus dorsi, dem Dorsooralis posterior, der selbst wieder die mannigfachsten Beziehungen zeigt, und dem mittleren Teil des M. retractor dorsalis selbst. Dieser verbindet sich plasmatisch wieder einmal mit dem zweiten Körperringmuskel, anderseits mit seinen hintersten Teilen.

Diese Probe zeigt, daß wir, abgesehen von vielleicht einigen einzelnen Teilen, die ganze Skeletmuskulatur ebenfalls als unter sich plasmatisch verbunden ansehen müssen.

Wie verhält sie sich nun zur Haut? Mustert man den Ursprung des stärksten Muskels, des M. retractor centralis, auf dünnen Querschnitten durch, so findet man Bilder, in denen das Sarcoplasma ohne Grenze in die Subcuticula übergeht (Fig. 60, Taf. XXIX). Was hier die stärkste Faser zeigt, dürfen wir wohl auch bei den übrigen Insertionen voraussetzen. Die Epidermis selbst zeigt ja syncytialen Habitus, und daß auch die großen Zellen der Krone nicht immer peripher scharf gegen die Umgebung abgegrenzt sind, wurde ja schon bemerkt.

Über die Epithelien überhaupt ist in dieser Hinsicht wohl noch ein Wort am Platze. Viele Epithelzellen bei *Hydatina*, die auf größere Strecken aneinander liegen, zeigen schöne Zellgrenzen; das gilt für die größeren Elemente der Krone, die des Pharynx, die Hauptzellen des Mitteldarmes. Dadurch ist natürlich die Existenz von Zellbrücken zwischen ihnen nicht widerlegt. Sind solche doch vielfach erst in den durch Schrumpfung bewirkende Fixierung erzeugten Spalten zwischen Epithelzellen sichtbar geworden. Liegen letztere eng aneinander, so ist meist von Zellbrücken nichts zu sehen, und deren Fehlen bei den Epithelien von *Hydatina* dürfen wir daher nicht voraussetzen.

Ein gleiches gilt für die dicht zusammengepackten Muskelzellen des Pharynx, zwischen denen wir aus denselben Gründen Schleier nicht finden.

Zum Schluß mag noch auf die protoplasmatische Verbindung der Fußdrüse und der Mitteldarmdrüse mit dem M. retractor dorsalis bzw. cutaneo gastricus hingewiesen werden.

Zum mindesten müssen wir hier also weitgehende Plasmakontinuität zwischen den meisten Elementen des Körpers annehmen und können uns sehr wohl vorstellen, daß Reize sich auch unabhängig von den Nervenbahnen im Körper ausbreiten, und wenn wir auch mit de Beauchamp die Auffassung des Metazoenkörpers als eines vielkernig gewordenen Infusors für geistreich aber verkehrt ablehnen, so tritt uns doch als Tatsache eine plasmatische Einheit des Körpers entgegen, wie sie von Semon (*Mneme*) als Grundlage seiner Theorien gefordert wird. Im Grunde ist ja unser Fall nur ein besonders übersichtliches Beispiel für jene Intercellularverbindungen, denen jetzt viel Interesse zugewandt wird, und deren besonders Schuberg eine ganze Reihe nachgewiesen hat.

Keineswegs unterschätzen wir aber den Wert des Zellbegriffs. Wenn auch feststeht, daß Zellen vielfach kontinuierlich sich einander verbinden, so hören diese damit nicht auf, die Bausteine des Organismus, seine morphologischen und physiologischen Einheiten zu sein. Selbst wenn in extremen Fällen mehrere Zellen so vollständig miteinander verschmelzen können, daß jede Grenze schwindet, und eine neue Einheit zustande kommt, das Syncytium, in dem nicht mehr jedem Kern eine scharf umgrenzte Aufgabe zufällt und das sich auch physiologisch als Einheit dokumentieren dürfte (z. B. das vordere Syncytium des Magendarmes bei *Hydatina*, die Subcuticula der Nematoden), so ist doch die Regel, daß die Zellen getrennt bleiben und die sehr eigenartige Form, mit der sich die Epithelzellen z. B. oft aneinander fügen, umgreifen und überlagern, zeigt, daß es durchaus nicht gleichgültig ist, welcher Kernsphäre ein Stück Plasma zugehört, und wir in den Zellen nicht nur um ein dynamisches Centrum zusammengefaßte Höfe lebender Substanz vor uns haben, die sich nach einfachen Oberflächengesetzen aneinander lagern, sondern daß jede ihre bestimmte Aufgabe und dementsprechend ihren bestimmten Charakter und ihre spezielle Form hat, wie etwa ein Protozoenindividuum.

Ich weiß sehr wohl, daß diese hohe Specialisierung der Zelle, wie wir sie gerade bei Tierarten mit konstanten Zellen finden, d. h. bei Arten, die in jedem Individuum dieselbe Zelle in derselben Form

und histologischen Beschaffenheit an derselben Stelle wiederentwickeln, nicht überall sich erkennen läßt, daß die Zellen vielfach nicht als fein gegliederte Gesellschaft, sondern als Herde auftreten und dann, wie vielfach in den Wirbeltiergeweben, an Selbständigkeit einzubüßen scheinen, so daß man nur noch der gesamten Masse und vor allem dem Erzeugnis ihrer gemeinsamen Arbeit Wert beilegt. Diese Dinge sind aber weder primär, noch die einzig existierenden und dürften, wo sie behandelt werden, nur als abgeleitete betrachtet werden, niemals aber als Grundlage allgemein histologischer Anschauungen verallgemeinert werden. Hier geben die konstantzelligen Tiere ein festes Bollwerk ab.

9. Die Zellkonstanz.

In unserm Beispiele, das mag noch einmal hervorgehoben werden, findet sich unter den 959 Zellen (oder besser Kernen) des Tieres nicht eine, die beliebig fehlen könnte oder sich manchmal wesentlich anders als sonst verhielte. Sie liegen stets alle hübsch an dem ihnen gesetzlichen Platz mit ihrer typischen Form, Bau und Funktion.

Fast etwas beengendes enthält diese Vorstellung. Denken wir uns aus den Eiern durch determinierte Furchung nach Schema f wie ein Fabrikmodell ein Tier neben dem andern erzeugt, Zelle für Zelle gleich, die gleichen Muskeln kontrahierend, auf gleichen Nervenzellen und Fasern die gleichen Reaktionen auf gleiche Reize gebend, wachsend, weil die gleichen Zellen aus der Nahrung Gleiches aufnehmen, aus den nach Schema f in gleicher Zahl erzeugten Oogonien vielleicht die gleiche Zahl Eier erzeugt, die heranwachsend und wieder nach dem gleichen Fabrikationsplan Zelle für Zelle das gleiche Modell liefern, so erhält eine *Hydatina*-Kultur etwa in Euglenenwasser etwas außerordentlich Automatisches und Totes.

Und denken wir nun daran, daß die Natur offenbar selbst über die Species hinaus die Zellkonstanz festhält! Viel kann ich ja darüber nicht sagen in Ermangelung vergleichender eigner Untersuchung. Aber doch scheint mir aus der Literatur mancherlei für obige Behauptung zu sprechen. So hat de Beauchamp die sechs Zellen im vorderen Teil des Oesophagus bei mehreren Arten gesehen. Die Dreiteiligkeit des Manubrium finden wir z. B. bei Gosse für *Notommata clavulata* und bei de Beauchamp für *Melicerta ringens* so deutlich gezeichnet, daß ich keinen Augenblick zweifle, daß auch dieselben Zellen darin stecken. Beim Excretionsgefäß wiesen wir darauf hin, daß die Zusammensetzung des Capillarrohres aus sechs Zellpaaren weit verbreitet zu sein scheint.

Hier sei noch erwähnt, daß Plate für *Asplanchna myrmeleo* in Fig. 31 die vier vorderen Kerne vom Drüsenteil des Wassergefäßes (und ganz ähnlich in Fig. 33) genau an den Stellen einzeichnet, wo sie auch bei *Hydatina* liegen. Und dieselben drei Knäuelzellen, wie sie hier vorhanden sind, gibt Montgomery auch für *Apsilus* an. Bei *Apsilus vorax* schreibt Gast von dem unpaaren Gefäßstamm, der hier der contractilen Harnblase homolog ist, während die Funktion der letzteren eine contractile Cloake übernommen hat: »Im Plasma liegen symmetrisch vier Kerne, zwei in der Mitte, die beiden andern unmittelbar am Übergang in die Blase« (+ Cloake). Diese Kerne sind also nach Zahl und Stellung genau dieselben, die wir im homologen Organ, nämlich der Harnblase, bei *Hydatina* fanden.

Zu diesen merkwürdigen Übereinstimmungen im Wassergefäßsystem kommen auch solche in der Krone. Hier wiesen wir ja schon auf die Sinnesborsten hin. Als sehr bemerkenswert sei noch bei de Beauchamp zitiert, daß die Zellen, die bei *Stephanoceros* das Cingulum bilden, »sont au nombre de 13, dont l'une médiane dorsale«. Also selbst bei einer so völlig abweichenden Form dieselbe Zahl und Ordnung wie bei *Hydatina*.

Diese Ausdehnung der Zellkonstanz über die Artgrenze zeigt uns aber zugleich, wie unbegründet die Furcht ist, es könne uns solche celluläre Analyse das Leben leblos machen. Wenn wir aus engbegrenztem Bauplan eine Fülle von Formen geschaffen sehen, so tritt uns hier besonders klar jenes ewige Sichändern und doch zähe Gleichbleiben entgegen, das ja eben das Rätsel des Lebens ist, und von der schöpferischen Kraft der Natur gilt gerade hier: »In der Beschränkung zeigt sich erst der Meister.«

Wenn ich bei meinen ersten Studien annahm, daß die konstantzelligen Formen gewissermaßen in einer Sackgasse angelangt seien, so mag das hier wohl insofern richtig sein, als aus einem Rädertier vielleicht nie mehr phylogenetisch etwas andres wird als ein Rädertier (und wohl auch nie etwas andres geworden ist). Aber im einzelnen wird hier doch noch eine Fülle von Formen produziert, so daß es in dieser Sackgasse recht bunt und interessant aussieht. Daß aber nicht die Zellkonstanz allein solche Fälle zeitigt, und daß anderseits Formengruppen bei weit geringerem Variieren ein hohes geologisches Alter erreichen können, zeigen uns ja die Brachiopoden.

Überhaupt scheint mir die ganze Sache nicht so abweichend von dem, was wir auch sonst beobachten. Eine fortschreitende Spezialisierung finden wir als eines der Hauptprinzipien phylogenetischer Ent-

wicklung. Bei den mehr spezialisierten Formen wird dann aber auf Grund desselben Bautypus sehr Verschiedenes geschaffen; ich erinnere nur an das Extremitätenskelet der tetrapoden Wirbeltiere. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei den konstantzelligen Tieren liegen, nur daß bei ihnen entsprechend ihrer meist geringen Körpergröße die einzelne Zelle bereits so viel ist wie dort ein ganzer Knochen oder Muskel, im Grunde nicht der Baustein eines Organes, sondern selbst ein Organ.

Ich möchte nicht schließen, ohne noch zuvor die angenehme Pflicht des Dankes erfüllt zu haben, einmal Herrn Professor BLOCHMANN gegenüber für viele gute und förderliche Ratschläge und dann Herrn Professor FRORIEP, der mir meine Arbeit dadurch wesentlich erleichterte, daß er mir auf lange Zeit sein schönes, mit Apochromatsystemen versehenes Mikroskop in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte. Beiden Herren gebührt somit ein wesentlicher Anteil an dem Zustandekommen dieser Mitteilung.

Tübingen, im März 1912.

Literaturverzeichnis.

1893. ST. V. APATHY, Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. X.

1877. BARTSCH. Rotatoria Hungariae.

1870. S. BARSTSCH, Die Rädertiere und ihre bei Tübingen beobachteten Arten. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg.

1905. P. M. DE BEAUCHAMP, Sur l'organe rétro-cérébral de certains Rotifères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXLI.

1906. — Nouvelles Observations sur l'appareil rétro-cérébrale des Rotifères. Ibid. T. CXLIII.

1907. — Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotiferes. Archives de Zool. expér. (4). T. VI.

1909. — Recherches sur les Rotifères: les formations tégumentaires et l'appareil digestif. Archives de Zool. expér. (4). T. X.

1910. — Autoreferat des vorigen Aufsatzes. In: Internat. Revue. Hydrobiol. Leipzig. Bd. III.

1892. A. BERTRAM, Beiträge zur Kenntnis der Sarcosporidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. V.

1892. L. BILFINGER, Ein Beitrag zur Rotatorienfauna Württembergs. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Würt. Bd. XLVIII.

1896. BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden.

1818. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über die freilebenden Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI.

1906. Cerfontaine, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. Biol. T. XXII.
1858. F. Cohn, Bemerkungen über Rädertiere II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.
1863. — Bemerkungen über Rädertiere III. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII.
1886. E v. Daday, Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Hexarthra polyptera Schm. Terméscetrajzi Füzctek. Vol. X.
1897. Y. Delage et E. Hérouard, Traité de zoologie concrète. T. V. Les Vermidiens, Paris.
1841. Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. Paris.
1838. Ehrenberg, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen.
1883. K. Eckstein, Die Rotatorien der Umgebung von Gießen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.
1878. B. Eyferth, Die einfachsten Lebensformen, Systematische Naturgeschichte der mikroskopischen Süßwasserbewohner. Braunschweig.
1900. Gast, Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax (Leydig). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII.
1909. R. Goldschmidt, Das Skelet der Muskelzelle von Ascaris, nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforsch. Leipzig. Bd. IV.
1906. — Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.
1856. H. Gosse, On the structure, functions and homologies of the manducatory organs in the class. Rotifera. Phil. Transactions R. Soc. London. Vol. CXLVI.
1865. R. Greeff, Über das Nervensystem der Bärtierchen. Arch. mikr. Anat. Bd. I.
1869. H. Grenacher, Einige Bemerkungen über Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.
1907. Clara Hamburger, Das Männchen von Lacinularia socialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI.
1904. St. Hlava, Einige Bemerkungen über die Excretionsorgane der Rädertierfamilie Melicertidae und die Aufstellung des neuen Genus Conochiloides. Zool. Anz. Bd. XXVII.
1906. — Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. Über die Anatomie von Conochiloides natans (Seligo). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX.
1888. B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie.
1910. G. Hirschfelder, Beiträge zur Histologie der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI.
1889. C. T. Hudson and P. H. Gosse, The Rotifera. London 1889.
1878. Th. Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsche Ausgabe von J. W. Spengel. Leipzig.
1897. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Bd. X.
1912. H. Jordan, Die »Leberfrage« bei den wirbellosen Tieren. Zool. Jahrb. Suppl. XV. 3. Bd.
1898. Lenssen, Contribution à l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'Hydatina senta. La Cellule. T. XIV.
1897. — Sur la présence de Sporozoaires chez un Rotateur. Zool. Anz. Bd. XX.

1854. LEYDIG, Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.

1857. — Über Hydatina senta. MÜLLERS Archiv f. mikr. Anat.

1909. MARTINI, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Ocko-pleura longicauda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1909[2]. — Ibid. II. Fritillaria pellucida. Ibid. Bd. XCIV.

1890. J. MASIUS, Contribution à lÉtude des Rotateurs. Arch. de Biol. T. X.

1866. EL. MECZNIKOW, Apsilus lentiformis, ein Rädertier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

1905. TH. H. MONTGOMERY, On the morphology of the Rotatorian Family Flosculariidae. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia. Vol. LV.

1887. L. PLATE, Über einige ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. Mitt. Zool. Station Neapel. Bd. VII.

1885. — Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. Bd. XIX.

1889. — Über die Rotatorienfauna des Bottnischen Meerbusens nebst Beiträgen zur Kenntnis der Anatomie der Philodiniden und der systematischen Stellung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX.

1902. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1903. A. SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV.

1907. F. B. SOLGER, Zur Kenntnis des Hautfarbstoffes als Schutzmittel. Dermatologische Zeitschr. Bd. XIV.

1905—9. — Eine Reihe von Arbeiten in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. Dermatologische Zeitschr. Bd. XII, XIII, XIV, XVI.

1890. G. TESSIN, Rotatorien der Umgebung von Rostock. Arch. des Ver. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg. Jahrg. 43.

1898. E. F. WEBER, Faune rotatorienne du bassin du Léman. Revue Suisse de Zoologie. T. V.

1899. C. WESENBERG-LUND, Danmark Rotifera I. Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjöbenhavn.

1893. A. WIEVZEJSKY, Atrochus tentaculatus n. g. n. sp. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV.

1887. E. ZANDER, Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnis der Jodreaktion des Chitins. Arch. ges. Physiol. Bd. XLVI.

1886. C. ZELINKA, Studien über Rädertiere. I. Über Symbiose und Anatomie von Rädertieren aus dem Genus Callidina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

1888. — Studien über Rädertiere. II. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus Synaptae n. g. nov. sp. Ibid. Bd. XLVII.

1895. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Inaug. Diss. Rostock.

Erklärung der Abbildungen.

Die folgende Zeichenerklärung hat Gültigkeit für alle Figuren und Textfiguren mit folgender Einschränkung:

Es haben Textfig. 7, 8, 10, 19, 20, 21 ihre besondere Bezeichnungsweise.

In den Fig. 25—30 stehen die Abkürzungen der Skeletbezeichnungen oder diese selbst in den Figuren.

Hier nicht erläuterte Bezeichnungen finden ihre Erklärungen bei der betreffenden Figur selbst.

A, Aperturae;

Es stehen einfache Zahlen in Fig. 31, 32, Textfig. 30 für die Bezeichnung Pg_1 usw. in Textfig. 1 für t_1—t_{16}, in Fig. 53—55 für Na_1 usw.

An, Anus;

Ap, Apertura pharyngis ant.;

Ar, Apertura ductus retrocerebralis;

Cic, die Cingulumzellen;

C_{1}—$_{7}$, die großen Matrixzellen des Cingulum von der Mediodorsalzelle C_1 ab nach der Bauchseite gezählt;

c_{1}—$_{3}$, die einen einzelnen Wimperschopf (Soie sensorielle) tragenden Zellen im Cingulum.;

Ca_{1}—$_{7}$, Subcuticulazellen vor dem M. sphincter coronae von dorsal nach ventral gezählt;

Cb_{0}—$_{36}$, Subcuticulakerne des Rumpfes von vorn nach hinten und vom Rücken gegen den Bauch gezählt;

Cc_1 u. 2, Subcuticulakerne der Cloake;

Cd, epidermoidale Kerne des Fußes;

Cd_{1}—$_{4}$, gewöhnliche Subcuticulakerne im Fuß von dorsal ventralwärts gezählt;

Cd_{5}—$_{8}$ Epidermiskerne um die Zehenbasis;

Cd_9, Kerne des Ausführapparates der Fußdrüsen;

Cd_{10}—$_{18}$, Kerne der Fußdrüsen selbst;

Ce, Kerne der Epithelauskleidung der Mundbucht;

Ce_4, der mediodorsale Kern derselben;

C_{1}—$_{11}$, paarige Kerne ders. im dorsalen Teil;

Ce_{14}—$_{15}$, dieselben im ventralen Teil;

Ce_{16}, kleine mediale Ganglienzelle in der letzteren Gruppe;

Ce_{17}, paarige Abschlußzelle zwischen Mundbucht und Pharynx;

Co, Zellen des Coronarfeldes;

Co_{1}—$_{6}$ u. $_{13}$, $_{14}$, Subcuticulazellen desselben;

Co_7, Zelle von fraglichem Charakter;

Co_{8}—$_{12}$, Zellen des großen lateralen Kronensinnesorganes;

D, *Dr*, Ductus retrocerebralis, Ausführgang des retrocerebralen Apparates;

Dp, Ductus pedales, Ausführgänge der Fußdrüse;

E, *E*, Epitheloide Zellen des Pharynx;

E_{1}, $_{2}$, $_{4}$, $_{5}$, Zellen des Incus;

E_{6-18}, Zellen des Spatium posterius;
E_{19-21}, Zellen des Spatium dorsale;
$E_{3, 22-42}$, Zellen des Spatium anterius;
besonders:
E_9, Speicheldrüsenzellen des Mittellappens;
E_{33} u. $_{34}$, Speicheldrüsenzellen der Seitenlappen;
E_{24}, Zelle des Uncus;
E_{25}, Zelle des Subuncus;
E_{26-28}, Zellen des Manubrium;
G *Ga*, Ovar;
Gb_{1-8}, Dottersack und seine acht Kerne;
Gc_{1-8}, Syncytium und seine acht Kerne;
Gd_{1-2}, Gonoduct, $_1$. die paarigen, $_2$, der unpaare Kern;
J, Darmtractus: Magendarm;
Ia—*If*, Hauptzellen des Magens;
Ia_{1-6}, der Dorsalreihe;
Ib_{1-4}, der Subdorsalreihe;
Ic, Zelle gerade hinter der Mitteldarmdrüse;
Id_{1-4}, subventrale Reihe;
Je_{1-2}, ventrale Zellpaare;
Jf_{1-2}, unpaare (kleinkernigere) ventrale Zellen;
Jg, Mitteldarmdrüse;
Jh_{1-3}, Deckzellen des Magendarms;
Ji_{1-3}, große vordere Kerne des Darmes;
Jk_{1-2}, mittelgroße mediodorsale Kerne desselben;
Jl_{1-3}, kleine Kerne der letzten flimmerlosen Darmstrecke;
Jm_{1-2}, Kerne des vorderen Syncytium des Magendarmes;
L, L_1, Ligamentum incudouncicum;
L_2, Ligamentum intercaudale;
Lh, Leibeshöhle;
M, Muskeln. Das große M bezeichnet den Kern, das kleine die Faser, der griechische Index bezeichnet einen zugehörigen Schleier oder Innervationsfortsatz, z. B. mb_4 = vierter Körperringmuskel; Mb_4 dessen Kern, $m\beta'_4$ und $m\beta''_4$ dessen Innervationsfortsatz und Schleier zu mb_3;
Ma, Musculus sphincter coronae;
Mb_{1-8}, Mm. sphincteres corporis *I*—*VIII*; im System des IMb_1' hinterer Mb_1'' vorderer Kern;
McM, Retractor centralis;
mc_1, Mc_1, dessen Körper, Mc_2, dessen Kronenteil;
mc_2, pars coronaria communis;
mc_3, pars coronaria dorsalis;
mc_4, pars coronaria oralis;
mc_2', pars accessoria major;
mc_2'' pars accessoria minor;
md, *Md*, M. retractor dorsalis;
md_1, Md_1, Muskelzelle desselben im Fuß;
md_2, großer hinterer Abschnitt desselben im Rumpf;
Md_2', Md_2'', Md_2''', dessen Kerne von hinten nach vorn gezählt;

md_3, Md_3, kleiner hinterer Abschnitt desselben Muskels;
md_4, Md_4, mittlerer Abschnitt desselben Muskels;
md_5, Md_5, vorderer Abschnitt desselben Muskels;
md_5', md_5'', md_5''', dessen einzelne Fasern;
me, *Me*, M. retractor lateralis superior;
mf, *Mf*, M. retractor lat. medius;
mf_1, dessen hinterer Teil;
mf_1' (geht aus *mfg'* hervor)
mf_1'' (geht aus *mfg''* hervor) } dessen Ursprünge;
mf''', *mf''''* }
mfg', der lange } Gemeinsamer Ursprung von mf_1 und mg_1;
mfg'', der kurze }
mf_2, Mf_2, Vorderteil des M. retractor lateralis medius;
mf_2', dessen Faser zum Trochus;
Mg, *mg*, M. retractor lat. inferior;
mg_1, Mg_1, dessen hinterer Teil;
mg_1' mg_1'' Ursprünge desselben aus den ihm mit dem vorigen gemeinsamen Ursprungsfasern *mfg'* u. *''*;
mg_1''', dritte Ursprungsfaser desselben;
Mg_2, mg_2, Vorderteil desselben Muskels;
mg_2', Faser desselben zum Cingulum;
mh, *Mh*, M. retractor ventralis;
mh_1, Mh_1, Fußteil desselben (selbständige Zelle);
mh_2', Fußursprung der nächst vorderen Zelle;
Mh_2, Mh_3, Mh_4, Kerne des Muskels im Rumpf;
mk_1 u. $_2$, Cloacalmuskeln;
ml, *Ml*, Cutaneovisceralmuskeln;
Ml_1, Cutaneopharyngeus;
Ml_2, Cutaneo gastricus;
Ml_3, Cutaneo intestinalis;
Mm, *mm*, M. cutaneus dorsi;
Mn, *mn*, M. cerebralis;
Mo, *mo*, Muskeln der Mundbucht;
Mo_1, mo_1, M. sphincter oris;
Mo_2, mo_2, M. dorsooralis anterior;
Mo_3, mo_3, M. dorsooralis posterior;
mo_3', dessen laterale Fasern;
Mo_4, mo_4, M. dorsopharyngeus;
Mp, *mp*, Musculus pedis obliquus;
Mq, *mq*, M. retractor lateralis quartus;
Mr, *mr*, M. fulcro-oralis;
Ms, *ms*, Retinaculum, M. sphincteros coronae;
Mv, *mv*, Musculi viscerales (mit Ausnahme der Pharynxmuskeln).
mx, anastomotische Fibrille vom M. retractor inferior zum medius und superior;
N, *Na*, Gehirn;
Nb, Ganglion vesicale medium;
Nc, Ganglion vesicale laterale;
Nd, Ganglion pedis.

Die Ziffern bezeichnen die einzelnen Kerne in den Ganglien.

ne, N. pharyngeus;
nf, N. sensualis dorsalis;
Nf_{1-4}, dessen Kerne;
ng, N. medialis posterior;
nh, N. medialis anterior;
ni, N. procurrens dorsalis;
nk, N. procurrens ventralis;
nl, N. procurrens lateralis;
nl', dessen Ramus lateralis;
nl'', Anastomose des letzteren mit dem N. lateralis medius;
nm, N. lateralis superior;
nm', nm'', dessen Äste;
nn, N. lateralis medius;
nn', dessen dünne Wurzel;
nn'', dessen Ramus posterior;
no, N. lateralis inferior;
No_1, dessen Ganglienzelle;
Np, Nervus principalis;
np_0, Np_0, Strecke und Kern desselben im Schwanz;
Np_{1-7}, Ganglienzellen des Nerven;
Np_8, Ganglienzellen im vordersten Schleier zum M. retractor ventralis;
np', Ramus sensualis;
Np', dessen Sinneszelle;
np'', Ramus dorsalis;
np''', Np''', Ramus internus und dessen Ganglienzelle;
np'''', Ramus ventralis;

O, Oesophagus;
Oa_{1-3}, Kerne im hinteren syncytialen Ring;
Ob_{1-2}, Kerne im mittleren syncytialen Ring;
Oc_{1-3}, Kerne im vorderen syncytialen Ring;
Os, Mundbucht;

P, *Pa*, parasitische Zellen;
P, Pharynx oder Mastax;
Pl, Plexus pharyngeus;
Pn_{1-4}, einzelne Ganglienzellen in demselben;
Pn_{5-6}, Zellen von zweifelhafter Bedeutung;
Pg, Zellen des Mastaxganglion = Ggl. subösophageale;
Pm_{1-19}, Muskeln des Mastax;
Pm_1, M. fulcromucosus brevis;
Pm_2, M. fulcromucosus longus;
Pm_3, M. fulcrooesophageus;
Pm_4, M. fulcroscapalis;
Pm_5, M. scapalis;
Pm_6, M. fulcromanubricus;
Pm_7, M. flexor mallei;
Pm_8, M. uncicus;
Pm_9, M. extensor malleï;

Pm_{10}, M. transversus fulcri;
Pm_{11}, M. lateralis manubrii internus;
Pm_{12}, M. lateralis manubrii externus;
Pm_{13}, M. adductor caudae dorsalis;
Pm_{14}, M. adductor caudae ventralis;
Pm_{15}, M. abductor caudae dorsalis;
Pm_{16}, M. abductor caudae medius;
Pm_{17}, M. abductor caudae ventralis;
Pm_{18}, M. transversus pharyngis anterior;
Pm_{19}, M. transversus pharyngis posterior;

R, *Ram*, Ramus;
R.l, Recessus lateralis pharyngis;

S, Sinnesorgane;
Sa_1, dorsales Sinnesorgan (Dorsaltentakel);
S_2, laterales Sinnesorgan;
S_3, großes Seitensinnesorgan der Krone.;
$S_{5,\,5}$, Sinnesorgane des Stirnfeldes;
Sr, Saccus retrocerebralis;
SU, Subumus;

T, Trochus;
$T_{1—7}$, große Flimmerzellen des Trochus;
$T_{1—4}$, im dorsalen } Teil desselben;
$T_{5—7}$, im ventralen } Teil desselben;
$T_{8—11}$, große, nach Trochuszellart gebaute Zellen der Mundbucht;
$t_{1—18}$, Bipolare, wimperschopftragende Zellen im Bereich des Trochus;

W, Wassergefäßsystem;
Wa, Harnblase;
Wb, Kerne am Übergang derselben in die Cloake;
$Wc_{1—6}$, Capillarrohr und seine Kerne;
wc′—′′′′, die Flimmertrichter;
we, die Huxleysche Anastomose;
Wd, Drüsenrohr;
$Wd_{1—5}$, dessen Kerne;
Wd_6, große Kerne der Blase;

X, kleine bipolare Zelle an der Seite des Körpers (t_{19}) von fraglicher Bedeutung;
Y, kleine Zellen am oberen Ende des Oesophagus von fraglicher Bedeutung.

Tafel XX.

Fig. 1. Schematische Übersicht des Baues. *a.* in Dorsal, *b.* in Ventralansicht, kombiniert aus einer Schnittserie, Zellen in Trochus, Mundbucht, Darmtrakt sowie die Seitenteile des Excretionssystems fortgelassen, ebenso Sexualorgane, Blase, Gehirn nur in Umrissen. Rot: Muskeln, blau: Eingeweide, schwarz: Epithelien und Nerven. Die Bezeichnung der Epithelien findet sich überwiegend rechts, die der Muskeln links.

Fig. 2*a*. Schematische Übersicht des Baues von der Seite, aus einer Schnittserie kombiniert. Fortgelassen sind die Nerven der Krone und die Zellen des Trochus und der Mundbucht. Nur mit dem Umriß angegeben der ganze Verdauungstrakt, der Keimdotterstock, die Fußdrüsen und das Fußganglion.

Von den Muskeln der Krone nur die Hauptzüge eingetragen. Farben wie das vorige Bild.

Tafel XXI.

Fig. 2*a*. Ergänzung der Fig. 2*a*. Zellen des Trochus und der Mundbucht in der Ansicht von innen. Farben wie in der vorigen Figur. Die durchschnitten gedachten Epithelien schraffiert. Kombiniert aus einer Schnittserie.

Fig. 3*a*. Schematische Übersicht der Epithelien und Muskeln der Krone in Vorderansicht, aus zwei dicken Schnitten kombiniert. Die tieferen Zellen der Mundbucht sind fortgelassen, ebenso Gehirn und Nerven, sowie die Zellen des Seitensinnesorganes. Farben wie in Fig. 1. Die Kerne des Trochus und der soies sensorielles sind durch den Nucleolus markiert.

Fig. 3*b*. Der Pharynxeingang, nach einem dicken Schnitt. Farben wie Fig. 1.

Fig. 4. Schema der Eingeweide (außer den seitlichen Teilen des Excretionssystems), mit den Zellen des (entodermalen) Darmes, des Gonoductes und der Harnblase, sowie der Eingeweidemuskulatur. Seitenansicht aus einer Schnittserie kombiniert. Farben wie Fig. 1. 650/1.

Fig. 5. Schematische Vorderansicht des Magendarmes nach einem dicken Querschnitt. Farben wie Fig. 1. 650/1.

Tafel XXII.

Fig. 6*a* u. *b*. Aus mehreren Schnitten kombinierte *a*, Vorder-, *b*, Rückenansicht des Magendarmes mit der Muskulatur. Farben wie Fig. 1.

Fig. 7. Schema des Mastax mit den Muskeln aus freier Hand entworfen. Seitenansicht. Grau die Skeletteile Schwarz die mehr medialen Muskeln: ganzlinig: *mr*, M. fulcrooralis, Pm_4, fulcroscapalis; Pm_6, fulcromanubricus; Pm_{10}, transversus fulcri; Pm_3, fulcrooesophageus; Pm_{13}, adductor manubrii dorsalis und Pm_{14}, do. ventralis; unterbrochen Mm. fulcromucosi long. et brev. Blau die nächst innere Lage: ganzlinig Pm_8, M. uncicus, durchbrochene Linie M. lateralis manubrii internus und externus $= Pm_{11}$ u. $_{12}$, mit Punktreihen Pm_5, scapalis und Pm_7 flexor malleï. Rot die oberflächlichsten Lagen. Ganzlinig Pm_{16}, abductor manubrii medius; Pm_{18} u. Pm_{19}, transversus pharyngis anterior und posterior. Durchbrochene Linie. M. extensor mallei $= Pm_9$. Punkt-Strich: m. abductor manubrii ventralis $= Pm_{17}$; Punktreihen: M. abductor manubrii dorsalis Pm_{15}.

Aus Raumrücksichten hier hergestellt.

Fig. 27. Gesamtskelet, aus dem Mastax mit Kalilauge isoliert, blau Uncus, Subuncus, Manubrium, schwarz die Teile des Incus und das Lig. incudiuncicum.

Fig. 8 ff. — mm vor den andern Bildern der Fig. 8 aus Rücksicht auf die Tafelzusammenstellung. Letzte Schnitte einer 10 μ-Serie. 620/1.

Tafel XXIII.

Fig. 8*a*—*m*. Querschnittserie 10 μ. Vergr. 500/1.

Tafel XXIV.

Fig. 8*n*—*ee*. Fortsetzung der Querserie aus der vorigen Figur. Vergr. ungefähr 425/1.

Fig. 8 ff. nun auf Tafel XXII.

Tafel XXV.

Fig. 9*a*—*n*. Querschnitte durch den Fuß. *a*, durch den Anfang des Ganglion. *a'*, das Ganglion im nächstfolgenden, sonst nicht gezeichneten Schnitt; *b*, der auf *a* folgende Schnitt; *b'*, dessen vorderste optische Ebene, die folgenden successiven Schnitte. Vergr. 650/1.

Fig. 10. Frontalserie durch den Schwanz. *a* ventral, *c* dorsalstes Stück von *b* (Chlorgold). Vergr. 650/1.

Fig. 11. Admedianschnitt durch den Schwanz bis etwas über den Anus (Chlorgold). Vergr. 650/1.

Fig. 12. Querschnitt durch die Enden der Flimmerwurzeln in den Cingulumzellen C_3 und C_4 aus einem Schnitt der zwischen sagittal und quer die Mitte hält (Chlorgold). Vergr. 650/1.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Cingulumzelle C_3 aus einem Schiefschnitt der zwischen sagittal und frontal ungefähr die Mitte hält. (Chlorgold.) Vergr. 650/1.

Fig. 14. Die Gegend des großen Kronensinnesorganes und der Soies sensorielles aus einem Querschnitt. (Chlorgold.) Vergr. 650/1.

Fig. 15. Längsschnitte *a* durch das große Kronensinnesorgan, *b* durch die ventralen Soies sensorielles, Nachbarschnitte aus einer Serie, die zwischen frontal und sagittal annähernd die Mitte hält. In *a* ist die Cingulumzelle c_2 in größter Ausdehnung gezeichnet, entsprechend der sie umfassende Teil von c_3 nicht zum Ausdruck gekommen. (Chlorgold.) Vergr. 650/1.

Fig. 16. Querschnitt durch dieselben Gebilde von der andern Körperseite *a*—*c* aus derselben Serie wie 15 genommen. *a* u. *b* ventrale, *c* dorsalere Gegend. *a* am weitesten außen, *c* am weitesten innen. In Fig. 16*b* liegt einer der nicht häufigen Fälle vor, in denen der Kern c_2 sich im distalen Teil der Zelle findet. *d* aus einer Sagittalserie die gleiche Gegend um die accessorischen Muskelchen der Krone und die Verbindung der Zellen Co_{13} u. $_{14}$ mit der Subcuticula zu zeigen. Vergr. 650/1.

Fig. 17. Die große dorsale Trochuszelle T_1 aus einem dicken Frontalschnitt, der mittlere Hügel mit den vier Flimmerbüschen teilweise aus dem Nachbarschnitt ergänzt. * Die Brücke, die unter der Cuticula die Zelle T_2 mit der Subcuticula des Kronenfeldes verbindet.

Fig. 18. Eben dieser Rahmen um den Mittelhügel von T_1 aus einem Querschnitt. (Chlorgold).

Fig. 19. Schnitt dicht neben der Medianebene. (Chlorgold.) Vergr. 650/1.

Fig. 20. Die bipolaren Zellen im Ventralteil der Krone. Aus einer durch den Schwanz quer, also durch die Krone in der Richtung von hinten dorsal nach vorn unten verlaufenden Schnittserie. *a* am weitesten dorsal, dabei sind links dorsalere Teile als rechts gezeichnet (verschiedene optische Ebenen); *b* u. *c* der nächstfolgende Schnitt, *b* dorsalere, *c* ventralere optische Ebene, *d* die dorsale optische Ebene des dritten Schnittes. Vergr. 650/1.

Tafel XXVI.

Fig. 21. Mundbuchtrückwand von vorn aus einem dicken Schnitt (Chlorgold), links etwas weiter ventral getroffen als rechts. Links ist mit starker Linie der Schnittrand markiert, rechts die Sohle der von der Mundbucht seit- und rückwärts einschneidenden Rinne. Vergr. 860/1.

Fig. 22. Der M. sphincter oris und die beiden Epithelzellen Ce_2 u. Ce_3 der Dorsalwand der Mundbucht aus einem Sagittalschnitt. Vergr. 860/1.

Fig. 23. Das Verhalten der Zellen T_{17}, u. $_{18}$ und des von ihnen gebildeten Wimperschopfes zu der Pars coronaria oralis des M. retractor centralis mc_4 und den Zwischenbüschen der großen dorsalen Trochuszelle T_1. Aus einem Sagittalschnitt. Vergr. 650/1.

Fig. 24. *Malleus*: *a*, Manubrium allein, Ansicht der Innenfläche von medial und ein wenig ventral; *b*, Manubrium und Uncus im Gelenk gestreckt. Ansicht von außen. Nach mit Kalilauge isolierten Teilen. 860/1.

Fig. 25. *a*, Schema des Incus von hinten. Aus einer Schnittserie kombiniert. Durchschnitte deuten die Stellung der Manubria an. 860/1.

Fig. 25*b*. Incus von vorn nach einem Kalilaugepräparat. 860/1.

Fig. 26. Schnitte durch Ramus, Subuncus und Uncus aus einer Sagittalserie. *a*, mehr medial, *b* weiter lateral. Pikrinsublimateisessig. Eosin-Hämatoxylin. 860/1.

Fig. 27. befindet sich auf Taf. III.

Fig. 28. Fulcrum und Bulla rami aus einem Querschnitt. 860/1.

Fig. 29. Fulcrum und Ursprung des Lig. incudiuncicum nach einem Querschnitt. 860/1.

Fig. 30. Stachelbürsten am Monticulus nach einem Kalilaugepräparat. Freihandzeichnung.

Fig. 31 u. 32 nehmen für sich Taf. IX ein.

Fig. 33*a*—*c*. Schnitte durch den vordersten Teil des Mittellappens des Pharynx. *c* vorderster, *a* hinterster Schnitt. Pikrin-Sublimateisessig, Eosin-Hämatoxylin Delafield.

Fig. 34*a* Vorder-, *b* Rückansicht des Oesophagus aus einer dicken Frontalschnittserie. Chlorgold. Vergr. 860/1.

Fig. 35. Sagittalschnitte durch den Oesophagus. *a* median, *b* admedian, aus demselben Schnitt. Chlorgold. Vergr. 860/1.

Fig. 36. Medianschnitt der Eingeweide, Blase nur mit Umriß, Haut nur durch Linie angedeutet. Chlorgold. Vergr. 420/1.

Tafel XXVII.

Fig. 31*a*—*g*. Sagittalserie. Durch den Mastax von der Oberfläche bis zur Mitte. *a*, äußerster Schnitt; *b* u. *c*, *d* u. *e*, *f* u. *g*, je die äußere und medialere optische Ebene desselben Schnittes. Chlorgold. Vergr. 700/1.

Fig. 32*a*—*m*. Frontalserie durch den Mastax. *a*, ventralster Schnitt. In a_1 ist die Zelle E_3 unter dem Lig. incudiuncicum aus der dorsaleren optischen Ebene eingetragen. *c* folgender Schnitt; *d* ventrale optische Ebene in der Mitte von *e*; *e*, rechts weiter dorsale Ebene gezeichnet als links; *f* ventrale optische Ebene im Mittellappen von *g*; *g* wie *e* behandelt. *h* u. *i* ventrale und dorsale Ebene des nächstfolgenden Schnittes. *k* u. *l* ebenso; *m* dorsalster Schnitt. 10 μ-Serie. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin Delafield. Vergr. 650/1.

Tafel XXVIII.

Fig. 37. Cloakengegend. *a*, rechte, *b*, linke Seite; letztere Ansicht spiegelbildlich, da beide Präparate aus derselben mit rechts nach oben liegenden Serie stammen. Alle Kerne der Nerven und Muskeln sind in *a* eingezeichnet. Wd_6

nur mit punktiertem Umriß. In dieser Weise ist in *b* *Wb* eingezeichnet; Wd_6 ist dort fortgelassen, ebenso die Muskulatur der Blase. Chlorgold. Vergr. 650/1.

Fig. 38. Dorsaler Teil der Blase aus einem dicken Schnitt. Chlorgold. Vergr. 860/1.

Fig. 39. Vorderansicht der Blase in kontrahiertem Zustand: Aus einer 10 μ Frontralschnittserie. Sublimat, Blochmann. Vergr. 860/1.

Fig. 40. Darm im leeren Zustand, Schnitt durch die Höhe der Einmündung des Ausführganges aus der Mitteldarmdrüse, rechts etwas weiter hinten. Chlorgold.

Fig. 41. Frontalschnitt durch den Keimdotterstock. Chlorgold. Vergr. etwa 500/1.

Fig. 42. Wimperapparate. *a* u. *b* Längs- und Querschnitt durch eine Wimperflamme des Trochus; *c*, *d*, *e*, die drei verschiedenen Ansichten einer Wimperflamme des Excretionssystems; *a*, *b*, *d* Freihandzeichnungen mit unbestimmter Vergrößerung. (Zeiss Aprochr. 2 mm, Comp.-Oc. 12.) *c* u. *e* Vergr. 1800/1.

Fig. 43. Frontalschnitt durch das Hinterende des Tieres. Vergr. 650/1.

Fig. 44. Querschnitte zur Illustration der Retraktorenursprünge an der Ringfalte des Fußes. *a*, Stück aus dem Vorderteil der Fußfalte. Man sieht den M. pedis obliquus von innen kommen und sich inserieren, rechts von ihm entspringt das Caput longum. Die Mm. retractores lat., links davon der zweite Teil des M. retr. ventralis. Fig. 44*a'*. Dorsalstück aus demselben Schnitt mit dem Bogen des vorderen Cloakalmuskels. Fig. 44*b* u. *c*. Die beiden nach vorn sich anschließenden vollständigen Schnitte. Fig. 44*d*, rechter Seitenteil der Blase aus dem nächst vorderen Schnitt. Vergr. 650/1.

Fig. 45. Die Innervation der Cloacalmuskeln aus einem Frontalschnitt durch das Gesamttier, der also an der Schwanzbasis nicht mehr frontal ist. Chlorgold. Vergr. 650/1.

Fig. 46. Übergang des Körpers- in den Kronenteil des M. retractor centralis und Kern und Innervationsfortsatz des letzteren Aus einem Frontalschnitt. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin Delafield. Vergr. 650/1.

Fig. 47*a*, *b* zwei aufeinanderfolgende Querschnitte. *b* durch den Ursprung des N. principalis, *a*, etwas dahinter. Chlorgold. Vergrößerung 650/1.

Tafel XXIX.

Fig. 48. Dieselbe Gegend wie die vorige Figur, von einem mehr kontrahierten Tier, wodurch die Muskelfasern mehr auseinander gezogen sind. Chlorgold. Vergrößerung 630/1.

Fig. 49. Gesamtansicht des Gehirns mit den austretenden Nerven. *a* Rückansicht, *b* von der Ventralseite, kombiniert aus dicken Schnitten. Vergr. 670/1.

Fig. 50. Nervus medialis dorsalis und Schleier zwischen M. retractor dorsalis und Pars coronaria posterior des M. retractor centralis. Aus einem Frontalschnitt. Vergr. 630/1.

Fig. 51. N. procurrens dorsalis mit Endorgan und N. lateralis posterior. Ein Fall in dem ein Teil des letzteren mit dem ersteren aus gemeinsamen Stämmchen hervorgeht. Vergr. 650/1.

Fig. 52. Ventrale Schleier an den Muskeln dorsooralis anterior und posterior und Verhalten zum N. procurrens posterior. Aus einem etwas schiefen Frontalschnitt. Chlorgold. Vergr. 650/1.

Fig. 53. Gehirnserie in drei 10 μ-Schnitten. In *a*, dem ventralen Schnitt,

ventrale Kerne ausgeführt, dorsale nur umrissen; in b, dem Mittelschnitt, die ventralen Kerne im Umriß, die dorsalen mit durchbrochener Linie. In *c* umgekehrt, die oberflächlichen dorsalen mit ganzem Umriß, die ventralen mit durchbrochener Linie. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Vergr. 1200/1.

Fig. 54. Letzter Schnitt einer andern Serie, oberflächliche (dorsale) Kerne ausgeführt, tiefere nur im Umriß. Chlorgold. Vergr. 1350/1.

Fig. 55. Ansicht des Gehirns von vorn . Aus einem Querschnitt. Von den oberflächlichen (vorderen) Kernen sind volle Umrisse gegeben, die tieferen mit durchbrochener Linie. Pikrin-Sublimateisessig, Alauncarmin. Vergr. 1200/1.

Fig. 56 ein Rückflimmersaum aus dem Dorsalteil des Cingulum im Sagittalschnitt. FLEMMING, Eisenhämatoxylin.

Fig. 57*a* u. *b*. Zwei optische Schnitte in einem Querschnitt des Cingulum, dorsale Gegend, *a* weiter hinten, *b* weiter vorn. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1350/1.

Fig. 58*a*—*c*. Frontalschnitte durch den dorsalen Teil des Cingulum. *a*, *b*, aus demselben Schnitt, *a* ventrale (proximale) optische Ebene, *b* dorsale Ebene, *c* aus dem nächst folgenden Schnitt die Enden der Wimpern, die weiter dorsal reichenden dunkler gezeichnet. Die Figuren sind genau untereinander gestellt, wie die Bilder hintereinander lagen. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1350/1.

Fig. 59. Längsschnitt. durch die Zwischeninsertion des M. retractor centralis zwischen dem mittleren und hinteren Abschnitt. Übergang des kleineren Stückes des letzteren in den Mittelteil. Chlorgold. Vergr. 1350/1.

Fig. 60. Querschnitt durch den Ursprung des M. retractor centralis. Chlorgold. Vergr. 1350/1.

Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei.

Von

Conrad Vollmer

aus Chemnitz.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 12 Figuren im Text und Tafel XXX, XXXI.

Inhalt.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1909 bis 1911 im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Sie waren zunächst auf Fragen rein biologischer Natur gerichtet, insbesondere die der Entwicklungserregung im ruhenden Dauerei der Cladoceren. Dazu erwies sich eine sichere Kenntnis des Aufbaues des

Dauerstadiums als unerläßlich. Nun sind die Angaben in der Literatur über die Entwicklung der Dauereier noch recht unvollständig und widersprechend. Nach längeren Vorarbeiten, die zum Teil in technischen Schwierigkeiten begründet waren, gelangte ich zu Ergebnissen, die in wesentlichen Punkten von unsern bisherigen Anschauungen abweichen. Diese entwicklungsgeschichtlichen Resultate bilden den ersten Teil, die biologischen Befunde den zweiten Teil dieser Darstellung.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat CHUN ebenso wie Herrn Professor WOLTERECK für ihr stetes Interesse und ihre wertvolle Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen; ebenso danke ich Herrn Dr. STECHE für manche wertvolle Anregung.

I. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

1. Geschichtliches über die Entwicklung der Dauereier und der Jungferneier.

Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren sind bis jetzt erst drei Mitteilungen erschienen. WEISMANN und ISHIKAWA (1889) schilderten die ersten Furchungserscheinungen bei *Moina* bis zum Stadium 16[1]; diese verlaufen nach demselben Typus wie bei den Jungferneiern in der Tiefe des Dotters, ohne daß es zur Bildung von Zellgrenzen kommt; die amöboid verzweigten Plasmahöfe, die die Furchungskerne umgeben, stehen in kontinuierlichem Zusammenhang, der Furchungsbeginn ist also superficiell. Das Hauptgewicht ihrer Untersuchung legten die beiden Forscher auf das Schicksal der etwas rätselhaften »Copulationszelle«, deren Vereinigung mit einer der vier Blastomeren auf dem Stadium 4 sie »Paracopulation« nannten.

Über die weitere Entwicklung der Dauereier von *Moina* machte dann HÄCKER (1894) nähere Angaben. Die ersten Teilungen bis zur Bildung der Dotterzellen hat er nicht beobachtet, die spätere Entwicklung folgt nach ihm ganz dem von Crustaceen bekannten Typus der superficiellen Furchung; es treten RATHKEsche Dotterpyramiden und ein Centralkörper auf, der Assimilation des Dotters dienen die durch radiäre Teilungen nach dem Innern abgegebenen Dotterkerne oder Vitellophagen. Im Innern des Dotters, in der Nähe des animalen Poles, findet HÄCKER konstant eine dichtere Gruppe von Kernen, die er die hintere Binnenkerngruppe nennt; über ihre Bedeutung und ihr

[1] Im Folgenden ist unter Stadium 16, Stadium 4 usw. stets ein Stadium von 16 bzw. 4 Furchungszellen verstanden.

Schicksal kann er keine näheren Angaben machen, da er sie auf späteren Stadien nicht wiedergefunden hat. Im übrigen verläuft die Entwicklung ganz ähnlich der der Jungferneier. In seiner Untersuchung kommt es Häcker weniger auf die genaue Verfolgung der Entwicklungsvorgänge selbst, als auf die Feststellung an, ob »einzelne Phasen der Entwicklung verschoben werden können, ohne daß das Schlußglied der Entwicklungsreihe, die fertige Form modifiziert wird.« Er weist nach, daß am Dauerei die Gastrulation erst beginnt, nachdem die Vitellophagen gebildet sind, während am Jungfernei umgekehrt erst nach Bildung des unteren Blattes die Vitellophagen und die ersten Andeutungen einer äußeren Gestaltung auftreten.

Endlich ist eine Mitteilung von Samassa (1897) erschienen über die Wintereier der Cladoceren. Danach furchen sich die Dauereier von *Moina* rein total, die Zellgrenzen seien stets nachzuweisen, wenn auch mit voller Deutlichkeit erst vom Stadium 8 ab. Vom Stadium 32 an teilen sich die prismenförmigen Furchungszellen in radiärer Richtung in eine kleinere periphere und in eine größere centrale Zelle, die die Hauptmenge des Dotters erhält und von nun an als Dotterzelle funktioniert. Eine hintere Binnenkerngruppe hat Samassa nie gesehen.

Unsre Kenntnis dieser Entwicklungsvorgänge ist also bis jetzt recht unsicher, insbesondere erscheint es vorläufig unmöglich, die Angaben Samassas mit denen der früheren Bearbeiter zu vereinen. So haben denn auch Korschelt und Heider (1902, III. Lieferung) einen Ausweg gesucht, indem sie die Beweiskraft der Samassaschen Angaben leugnen und an der Deutung Häckers festhalten, daß die Furchung der Dauereier von *Moina* und damit auch aller andern Cladoceren dem superficiellen Typus folgt.

Nun weicht aber gerade *Moina* in der Jungferneientwicklung so sehr von der andrer dotterreicherer Cladocereneier ab, daß es mir doch, auch wenn man Samassas Angaben ignoriert, etwas gewagt erscheint, die Befunde am Dauerei dieser Species ohne weiteres für alle Cladoceren zu verallgemeinern.

Für diese Verallgemeinerung dürfte der Umstand Anlaß gegeben haben, daß die Furchung nach der Häckerschen Darstellung der von dotterreichen Jungferneiern recht ähnlich ist. Für die Entscheidung dieser Fragen, wie für das Verständnis meiner eignen Ergebnisse ist eine gesicherte Anschauung über die Entwicklungsvorgänge am Jungfernei der Cladoceren unerläßlich. Nun habe ich aber in der Literatur keine zusammenfassende, kurze Darstellung dieser Verhältnisse gefunden, wenn sie auch, so von Samter (1900), in Aussicht gestellt

worden ist. In allerletzter Zeit hat KÜHN (1911) eine ausführliche Darstellung der Entwicklung von *Polyphemus* angekündigt, in der er wahrscheinlich ebenfalls auf diese Vorgänge zu sprechen kommen wird. Ich glaube aber nicht, auf eine kurze geschichtliche Zusammenstellung, die kaum der KÜHNschen Arbeit vorgreifen dürfte, verzichten zu dürfen, da sie für eine Diskussion meiner Ergebnisse unentbehrlich ist.

Über die Entwicklung der Jungferneier der Cladoceren sind wir durch eine größere Zahl von Arbeiten im allgemeinen besser unterrichtet, als über die der Dauereier. Die erste ausführliche und zugleich vorbildliche Arbeit ist die von GROBBEN (1879) über die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*, an größeren Arbeiten folgen dann die von WEISMANN und ISHIKAWA (1888) über die Richtungskörperbildung, von SAMASSA (1893a) über die Keimblattbildung von *Moina*, *Diaphanosoma* (*Daphnella*) und *Daphnia*, von SAMTER (1900) über die Entwicklung von *Leptodora*, und von KÜHN (1911) über die von *Polyphemus*. Kürzere Angaben veröffentlichten SPANGENBERG (1876) und LEBEDINSKY (1891) über *Daphnia*, LEPECHKINE (1898) über *Moina* und AGAR (1908) über *Holopedium*. Aus den Resultaten ergibt sich, daß wir zwei Kategorien von Eiern mit verschiedenem Entwicklungstypus unterscheiden müssen, der zu dem Dottergehalt in Beziehung steht; dotterarme Eier zeigen eine determinierte Entwicklung mit annähernd totaler Furchung, dotterreiche Eier folgen einem nicht determinativen superficiellen Typus.

Die weitaus größere Zahl aller Jungferneier sind reichlich mit Dotter versehen; von den oben genannten Arten gehören hierher *Daphnia*, *Holopedium*, *Diaphanosoma* und *Leptodora*. Die ersten Teilungen verlaufen intravitellin. An der Oberfläche können feine Grenzlinien auftreten, die sich aber niemals als Zellgrenzen in die Tiefe fortsetzen. Die Furchungszellen erreichen im allgemeinen im Stadium 8 die Peripherie und bilden hier ein zusammenhängendes Blastoderm; sie zeigen niemals auch nur die geringste Differenzierung. — Recht wenig verständliche Angaben macht LEBEDINSKY (1891), der bei *Daphnia similis* »innere Plasmodien« beobachtet haben will, »in welchen die Kerne haufenweis aufgeschüttet sind und Kerngruppen oder Kernnester darstellen«[1]. Vielleicht lassen sich diese Angaben in Beziehung bringen zu den Befunden SAMASSAS, der bei *Daphnia pulex* ein »inneres Blastoderm« aus hohen Cylinderzellen beobachtete. — Zellgrenzen treten zwischen den Blastomeren ziemlich spät auf, doch

[1] Die etwas ungebräuchliche Ausdrucksweise dürfte sich zum Teil daraus erklären, daß L. Ausländer ist.

sind die Angaben darüber unsicher. Nach WEISMANN und ISHIKAWAS Untersuchung (1888) bilden die Jungferneier alle nur einen Richtungskörper, der später meist von einer der Furchungszellen resorbiert wird und spätestens im Stadium 32 verschwindet. Noch kurz vor der Bildung des unteren Blattes, auf dem Blastulastadium, läßt sich keine Differenz unter den Blastodermzellen nachweisen. — Eine Ausnahme macht hier nur *Leptodora*, die auch im gesamten Furchungsverlauf Abweichungen zeigt. Der erste Furchungskern hat eine excentrische Lage, die aber im Laufe der späteren Teilungen ausgeglichen wird. Die Zellen schließen sich an der Oberfläche niemals zu einem einheitlichen Blastoderm zusammen, sondern lassen zwischen sich den Dotter noch bis an die Oberfläche treten. Ferner sind schon vor der Einwanderung etwa 40 Zellen als Anlage des primären Entoderms differenziert; sie sind heller und doppelt so groß als die übrigen Blastodermzellen und durch größere Zwischenräume getrennt. Bei *Daphnia hyalina* und bei *Holopedium* läßt sich ferner an einem Pol eine Differenzierung nachweisen, insofern eine Verdickung einer Gruppe von Blastodermzellen die dorsale Anlage des Oberschlundganglions oder die sogenannte Scheitelplatte darstellt. Merkwürdigerweise hält AGAR diese Zellgruppe für die Schale. — Das Blastoderm umschließt den stets ungefurchten Nahrungsdotter, der noch keine Dotterkerne enthält. Eine bemerkenswerte Ausnahme macht nach LEBEDINSKY nur *Daphnia similis*, wo beim Emporwandern der Furchungszellen einige im Dotter zurückbleiben und »die Fett- und Weißkugeln zerkrümeln« sollen, d. h. offenbar die Funktion von Dotterkernen ausüben.

Die Keimblattbildung erfolgt bei den genannten Arten mit Ausnahme von *Leptodora* durch Immigration von einer begrenzten Stelle des Blastoderms aus, die SAMASSA mit GRABER Blastozone nennt. Diese ist im allgemeinen langgestreckt, zeigt aber wechselnde Ausdehnung und kann durch eine seichte Vertiefung, die vielfach als Rest des Urmundes gedeutet wird, gekennzeichnet sein. Durch Einwucherung zahlreicher Zellen wird ein unteres Blatt oder primäres Entoderm gebildet, das sich an der Ventralseite unter dem Ectoderm ausbreitet und aus seinem Mittelstreif den Mitteldarm als einen soliden Strang bildet, während die seitlichen Flügel das Mesoderm und die Dotterzellen liefern. Diese durchwandern den Dotter und werden später zum Teil resorbiert, zum Teil bilden sie sich zu Zellen des Fettkörpers um. Auf jeden Fall zeigen sie keine Beziehung zum Mitteldarm. — Bei *Leptodora* erfolgt die Bildung des unteren Blattes, indem die erwähnte Zellplatte versinkt und vom Ectoderm überwachsen wird.

Der Urmund schließt sich aber nicht vollständig, sondern geht später in den definitiven Mund über. — Die Urkeimzellen scheinen bei all diesen dotterreichen Formen erst spät als paarige Anlagen in den seitlichen Mesodermflügeln ihren Ursprung zu nehmen.

Die weitere Entwicklung bis zum ersten Larvenstadium ist nur an *Leptodora* studiert worden; es ergeben sich bei dieser Species Verhältnisse, die weit mehr an die Entwicklungsvorgänge bei höheren Krebsen, wie *Mysis* und *Astacus* erinnern, als an die der Phyllopoden. Diese Anklänge sind nach SAMTER (1900) durch den außerordentlichen Dotterreichtum verursacht, der auch für alle die oben angeführten Abweichungen verantwortlich zu machen sei. *Leptodora* stellt also eine, auch in ihrem Entwicklungstyp besonders stark abgeleitete Form der Cladoceren dar.

Ganz abweichend von der im voranstehenden geschilderten Art und Weise entwickeln sich die dotterarmen Eier der Cladoceren, und zwar von *Moina*, *Polyphemus*, *Bythotrephes* und *Penilia* (nach SUDLER 1899)[1]. Betreffs der Furchung von *Moina* bestanden lange Zeit rechte Widersprüche, die aber durch die neueste Arbeit von KÜHN (1911) eine erfreuliche Klärung erfahren haben. Wir haben es danach in der Tat mit einer streng determinierten Entwicklung zu tun, die bei *Moina* und *Polyphemus* bis auf Kleinigkeiten vollständig übereinstimmt.

GROBBEN hatte bekanntlich in seiner trefflichen Arbeit die determinierte Entwicklung von *Moina* nachgewiesen. Die Furchung ist, offenbar in Zusammenhang mit der Dotterabnahme, schon vom Stadium 16 ab total. Nach dem Stadium 8 erleidet eine der Furchungszellen eine Verzögerung in der Teilung, aus ihr gehen im Stadium 30 die Urgenitalzelle (»*g*-Zelle«) und die Urentodermzelle (»*en*-Zelle«) hervor. Die »*en*-Zelle« sowohl, als namentlich die »*g*-Zelle«, und ihre Tochterzellen behalten eine gewisse Teilungsverzögerung bei, so daß im letzten Stadium vor der Keimblattbildung vier Urgenitalzellen und davor 32 Urentodermzellen nachzuweisen sind; zwölf Zellen, die bogenförmig die Genitalzellen umstehen, stellen die Anlage des Mesoderms dar. Die Genitalzellen sind bis zur Bildung der Geschlechtsorgane durch grobkörniges Protoplasma und vergrößerte Kerne, die Entodermzellen durch kleine Kerne mit zahlreichen, kleinen Kernkörperchen histologisch differenziert. Am Jungfernei von *Moina* sind also bereits vor der Blastosphära »nicht nur alle drei Keimblätter,

[1] Die Arbeit von M. SUDLER, The development of *Penilia Schmackeri*, Proc. Boston Soc. N. H., Vol. XXIX, 1899, ist mir leider nicht zu Gesicht gekommen.

sondern auch die Geschlechtsorgane angelegt«, ferner ist auch die Scheitelplatte als unpaare, dorsale Verdickung zu erkennen. Die Gastrulation erfolgt durch Einwanderung der drei Zellgruppen, einen Verschluß des Urmundes hat GROBBEN nicht mit Sicherheit beobachtet. — Die weitere Entwicklung verläuft ganz ähnlich der von dotterreichen Eiern, so werden unter anderm vom Mesoderm einige — allerdings funktionslose — Dotterzellen abgegeben. Die Gonadenanlage liegt noch längere Zeit als einheitliche, im Querschnitt dreieckige Zellplatte dem Entoderm auf; später teilt sie sich, die Teilstücke liefern, seitlich auseinanderweichend, die Ovarien.

Die Befunde GROBBENS glaubte SAMASSA (1893) nicht bestätigen zu können. Zwar fand auch er die charakteristische Teilungsverzögerung einer Zelle und ihrer Abkömmlinge wieder. Er konnte aber keine histologischen Besonderheiten dieser Zellen, besonders nicht ihren Übergang in das Entoderm und in die Gonadenanlagen nachweisen, da nach seiner Angabe im Blastosphärastadium auch nicht die geringste Differenzierung unter den Blastodermzellen nachzuweisen ist. Die Bildung des unteren Blattes und der Gonadenanlagen sollte prinzipiell ebenso, wie in dotterreichen Eiern geschehen. Diese Widersprüche wurden auch durch GROBBENS Erwiderung (1893) und die Antwort SAMASSAS (1893b) nicht geklärt. Eine, wenn auch nicht vollständige Bestätigung der GROBBENschen Angaben brachte zuerst die Publikation LEPECHKINES (1900) über *Moina*. LEPECHKINE fand im Ovarialei neben dem Richtungkörper ein mützenförmiges Gebilde, das er als Dotterkern anspricht. Dieser liegt zunächst an der Oberfläche am animalen Pol, er tritt dann in eine der vier Blastomeren ein, in seiner Umgebung finden sich Fettröpfchen. Diese Blastomere liefert später die Urgenitalzelle, der Dotterkern und später seine Derivate sind bis zum Blastulastadium stets in der Keimbahn nachzuweisen, er zerfällt im Stadium 8 und liefert dadurch die grobkörnige Granulierung der Genitalzellen, die GROBBEN beobachtete. Im Blastulastadium ist nach LEPECHKINE die Differenzierung der Keimblätter durchaus zu erkennen. Danach war anzunehmen, daß GROBBEN zwar richtig beobachtet, aber den Dotterkern für den Richtungskörper gehalten hatte. GROBBEN beschreibt dessen Resorption auf dem Stadium 4, ist aber nicht ganz sicher, ob die ihn aufnehmende Zelle auch die in der Teilung verzögerte ist.

Eine wertvolle Bestätigung der GROBBENschen Angaben brachte nun die schon erwähnte Arbeit von KÜHN (1911). Er konnte nachweisen, daß an dem total sich furchenden Ei von *Polyphemus* ebenfalls durch eine Teilungsverzögerung eine bestimmte Blastomere kenntlich

ist, die sich im Stadium 16 in eine Urkeimzelle und eine Urentodermzelle teilt. Diese beiden behalten die Teilungsverzögerung bei, so daß später ein Stadium von 118 Zellen resultiert, das zwei von sechs Mesodermzellen umgebene Urkeimzellen und vier Urentodermzellen enthält, es sind also hier alle drei Keimblätter und die Gonadenanlage differenziert. Die Bestimmung der Keimbahn ist stets möglich durch färbbare Einschlüsse, die von aufgenommenen Nährzellen abzuleiten sind. Im Ovarialei ist nämlich der vegetative Pol stets durch mindestens eine, manchmal zwei oder selbst drei aufgenommene Nährzellen kenntlich; die Reste dieser Zellen stellen zunächst einen kompakten Körper dar, der sich im Stadium 16 zu färbbaren Brocken auflöst.

Die Übereinstimmung in den Angaben KÜHNS und GROBBENS ist so groß — abgesehen vom Unterschied im Zahlenverhältnis der Urkeim- und Urentodermzellen —, daß wir nicht länger zweifeln können, daß GROBBEN in der Tat richtig und SAMASSA falsch beobachtet hat. Betreffs des näheren Vergleichs der Keimbahnbestimmung bei *Polyphemus* und *Moina*, namentlich auch im Hinblick auf LEPECHKINES Angaben, wird die von KÜHN angekündigte ausführliche Darstellung abzuwarten sein, doch dürfte die Schlußfolgerung, auf die KÜHN auch selbst schon hinweist, nicht zweifelhaft sein.

So lassen sich also die Jungferneier der Cladoceren nach ihrer Furchung in zwei Typen trennen, die recht erhebliche Verschiedenheiten aufweisen. Daß erneute Untersuchungen Übergänge zwischen beiden Typen nachweisen und die Unterschiede weniger schroff werden erscheinen lassen, scheint mir nach den im Folgenden geschilderten Entwicklungsvorgängen am Dauerei nicht unmöglich.

2. Material und Technik.

Das mir zur Verfügung stehende Material von *Daphnia magna, pulex* und *longispina* stammt aus Tümpeln und Teichen in der Umgegend von Leipzig. *Moina*, deren Dauereier ich gern zum Vergleich herangezogen hätte, ist in der Leipziger Fauna nicht sehr häufig vertreten und so gelang mir nicht, größere Mengen in Dauereibildung zu erlangen.

In äußerst liebenswürdiger Weise wurde ich mehrmals von Herrn Professor WESENBERG-LUND in Hilleröd (Dänemark) mit lebendem Material versehen und zwar mit Ephippien einer *Hyalodaphnia*-Art aus dem Frederiksborger Schloßsee bei Kopenhagen. WESENBERG-LUND (1909) schildert selbst, wie die Dauereier dieser Cladocere dort zusammen mit andern Dauerstadien von Bryozoen und Rotatorien

vom Wind in solchen Mengen ans Ufer getrieben werden, daß sie im Herbst ein etwa $^1/_2$ m breites Band bilden und an geschützten Stellen kiloweis gesammelt werden können. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Professor Wesenberg-Lund meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Der innere Grund für unsre bisher recht mangelhafte Kenntnis der Entwicklung im Dauerei dürfte in den großen, technischen Schwierigkeiten zu suchen sein, die sich einer Untersuchung derselben entgegenstellen, und offenbar auch Häcker und Samassa hinderten, zu einem vollständigen Abschluß zu kommen. Bekanntlich ist die Art und Weise der Dauereiablage bei den einzelnen Gattungen der Cladoceren verschieden. Ein Teil, z. B. *Sida, Holopedium, Diaphanosoma*, legen ihre Dauereier, die meist mit einer besonders dicken Dotterhaut oder einem Gallertmantel versehen sind, einzeln und frei ins Wasser ab, wo sie wohl alle sofort zu Boden sinken. Diese Arten nun, deren Eier einer Untersuchung am leichtesten zugänglich erscheinen, da sie keine harte Hülle in Gestalt eines Ephippiums erhalten, sind fast alle Bewohner größerer Wasserbecken und als solche schwer in Aquarien zu halten, wie dies auch Häcker (1894) für *Sida* angibt. Ein Züchten oder wenigstens längeres Halten in der Gefangenschaft wäre nun aber unbedingt nötig, wenn man ihre Dauereier in größeren Mengen haben will; denn aus dem Schlamm größerer Gewässer sind sie nur vereinzelt zu erhalten, auch dürfte das Aussuchen und sichere Bestimmen rechte Schwierigkeiten verursachen.

Zur Untersuchung zog ich also zunächst die Gattungen heran, die ihren Dauereiern einen Schwimmapparat in Gestalt eines Ephippiums mitgeben. Diese Formen sind erstens meist Bewohner kleiner Wasserbecken und lassen sich ohne Schwierigkeit im Zimmer zur sexuellen Fortpflanzung bringen, anderseits sind ihre Dauereier in den Ephippien leicht in größerer Menge von der Oberfläche oder dem Rande freier Wasserbecken zu sammeln. Natürlich erhält man auf diese Weise Ephippien von verschiedenen Arten gleichzeitig, die aber nach kurzer Übung meist ohne weiteres, zum Teil schon aus der Natur des Wasserbeckens zu bestimmen sind. Einige Schwierigkeiten bereitet es nach meiner Erfahrung nur, die Ephippien von *Daphnia pulex* und *Daphnia longispina* auseinander zu halten, doch sind letztere, wie das Tier selbst, stets durch eine bedeutend längere Spina ausgezeichnet. Allerdings erschwert das Ephippium die weitere Untersuchung nicht unbeträchtlich. Die Eier im Ephippium zu schneiden, ist zwar möglich, aber immerhin schwierig. Auf mehreren meiner

Schnittserien erschienen die Eier durch den Druck des sich kontrahierenden Ephippiums stark deformiert. Ob dies schon während des Überführens oder erst in der Wärme des Thermostaten geschieht, habe ich nicht feststellen können. Ein Schneiden im Ephippium ist aber vor allen Dingen deshalb unzweckmäßig, weil man dabei vollständig im unklaren bleibt, auf welcher Entwicklungsstufe sich das Ei befindet. Auch ist, wie schon Häcker (1894) angibt, oft ein großer Prozentsatz der Ephippien leer, so daß man sehr viel vergebliche Mühe aufwenden müßte. Häcker hat sich damit geholfen, daß er die Ephippien nach der Konservierung zunächst in Bergamott- oder Cedernholzöl aufhellte. Vor dem Konservieren stach er eine der beiden Logen des Ephippiums an, weil dadurch das Eindringen erleichtert würde. Dieses Anstechen ist nach meinen Erfahrungen unnötig; die Ephippien, deren Schalenklappen ja nur durch die federnde Kraft des Kieles zusammengedrückt werden, schließen nie so fest, daß die Fixierungsflüssigkeit bei dem hohen Diffusionsdruck zwischen ihr und dem Wasser nicht fast augenblicklich eindringen könnte. Ich habe auch nie etwas von mangelhafter Konservierung bemerkt im Vergleich mit solchen Eiern, die ich erst auspräpariert und dann konserviert hatte. Allerdings kommt es vor, daß an vollständig getrockneten Ephippien die Luftschicht so fest haftet, daß überhaupt keine Benetzung eintritt. Meist half dann starkes Schütteln in der, am besten auf etwa 40° erwärmten Konservierungslösung.

Die Schwierigkeiten, die sich beim Schneiden im Ephippium ergaben, umging ich, indem ich die Eier durchweg unter der binoculären Lupe auspräparierte. Zunächst versuchte ich das an lebenden Eiern. Bei lufttrockenen Ephippien ist es fast unmöglich, da diese so elastisch sind, daß sie fast stets beim Einsetzen der Nadel wegspringen. Außerdem ist es nicht leicht, das vollständig eingetrocknete und kahnförmig deformierte Ei von den umgebenden Chitinhäuten und -schalen zu trennen. Aber auch Ephippien, die im Wasser gelegen haben, sind nicht immer bequem auszupräparieren, da sie infolge der Luftschicht zwischen innerer und äußerer Schale auf dem Wasser schwimmen. Vor allem aber sind lebendfrische Eier viel leichter verletzlich als fixierte, und wenn sie angestochen werden, läuft das recht dünnflüssige Plasma sicher aus. Samassa hat am lebenden, auspräparierten Ei von *Daphnia pulex* die Entwicklungsstadien mit Ausnahme der ersten sehr gut erkennen können. Dazu muß ich bemerken, daß das zwar für die späteren Stadien gilt, die bereits die Anlagen der Gliedmaßen und der Schale aufweisen, nicht aber für die vorhergehenden. Ich fand,

daß es z. B. oft schon recht schwierig ist, nachzuweisen, ob die zweiten Antennen schon angelegt sind oder nicht.

Ich konservierte also die Eier in den Ephippien. Als Fixierungsmittel benutzte ich hauptsächlich Formol-Alkohol-Eisessig und Sublimat-Alkohol-Eisessig, und zwar möchte ich dem letzteren den Vorzug geben. In beiden Lösungen erhöht ein starker Prozentsatz Eisessig — etwa 5% — die Schnelligkeit des Eindringens. Reines Formol, wie es Agar angewandt hat, ist nach meiner Erfahrung völlig ungeeignet. Die Mehrzahl der Ephippien schwimmt auf der Konservierungsflüssigkeit, auch wenn sie vorher angefeuchtet gewesen sind. Führt man das Material aber aufwärts bis in Alkohol von 100%, so verdrängt dieser nach einiger Zeit die Luft aus den Ephippien und diese sinken zu Boden.

Im Alkohol ist es dann nicht mehr allzuschwer, die Eier auszupräparieren. Das Chitin der Ephippien läßt sich ziemlich leicht zerreißen, auch ist die Eihaut jetzt bedeutend elastischer, so daß bei einem versehentlichen Berühren mit der Nadel das Ei leichter ausweicht, als daß es angestochen wird. Immerhin geht im Anfang ein großer Teil der Eier verloren. Ein vorsichtiges Anstechen der Eier, das für das Eindringen des Einbettungsmittels, auch für eine Färbung »in toto« äußerst zweckmäßig gewesen wäre, erwies sich leider als unmöglich. Erstens sind die Eier sehr klein, und dann ist die Eihaut so spröde, daß sie nur bei ziemlich starkem Druck der Nadel nachgibt; diese fährt dann so tief in das Ei, daß es zerstört wird.

Die allergrößte Schwierigkeit aber bereitet die chitinöse Ei- oder Dotterhaut dem Eindringen des Einbettungsmittels. Es versagten zunächst alle üblichen Methoden. Für eine genaue Untersuchung der Eier ist eine Orientierung der Eier unbedingt nötig und durch die langgestreckte Gestalt ja auch, wenigstens für Querschnitte, durchaus möglich. Ein sicheres Orientieren so überaus kleiner Objekte — die Länge der Eier beträgt im Minimum 0,18, im Maximum 0,45 mm — ist aber wohl nur in Kollodium oder Celloïdin ausführbar. Leider ließen sich diese bequemen Orientierungsmethoden, so namentlich mittels Nelkenölkollodiums, nicht anwenden, weil das Nelkenöl sowohl wie das Kollodium nur sehr wenig eindringen und eine starke Schrumpfung der Eier bedingen. Während des Schneidens sprang dann sicher der Dotter aus, obwohl ich jeden Schnitt mit Mastix überzog. Ich versuchte dann eine Methode, mittels deren Herr Dr. Kühn in Freiburg nach persönlicher Mitteilung bei ähnlichen Untersuchungen zum Ziele gekommen ist; er ließ seine Objekte längere Zeit in einer sehr schwachen Lösung von Celloidin in 9 Teilen Äther und 1 Teil Alkohol

verweilen. In der Tat gelang es mir, wenn ich die Eier mindestens 3 Wochen in dieser Lösung beließ, vollständige Schnittserien von ungeschrumpften Eiern zu erzielen. Ich bin Herrn Dr. KÜHN für seine liebenswürdige Hilfe zu herzlichem Danke verpflichtet.

Diese Methode ist allerdings recht zeitraubend und ich suchte nach einer Abkürzung. Es stellte sich nun heraus, daß sich die Eier unter gewissen Vorsichtsmaßregeln auch in reinem Paraffin einbetten lassen. Man muß zunächst dafür sorgen, daß sie absolut wasserfrei sind, was übrigens auch für die oben angegebenen Methoden von größter Bedeutung ist, und dann muß man sehr vorsichtig überführen, am besten mittels Chloroform, in dem man nach und nach Paraffin löst. Eine Orientierung versuchte ich zunächst in heißem Paraffin vorzunehmen, das indessen leicht infolge Überhitzung die Eier schädigt. Schließlich benutzte ich die Methode von SAMTER (1900), der die Eier von *Leptodora* unter Alkohol auf ein rechtwinklig zugeschnittenes Stück der Schalenhaut eines frischen Hühnereies aufklebte und sie dann mitsamt dem Blättchen einbettete. Mittels dieser letzten Methode erzielte ich befriedigende Resultate, insofern ich bei etwa 70% der eingebetteten Eier auf vollständige Schnittserien rechnen konnte.

Infolge der Undurchlässigkeit der Cuticula erwies sich auch ein Färben der Eier und Entwicklungsstadien »in toto« als unmöglich. Selbst tagelanges Lagern in Säurecarmin im Thermostaten hatte keinen Erfolg. Einzelne Eier, bei denen die Cuticula angestochen war, ohne daß das Ei allzustark gelitten hätte, hatten sich stark gefärbt. Ein Differenzieren war aber nur in geringem Grade möglich und ergab niemals auch nur annähernd so schöne Bilder wie sie SAMTER für *Leptodora* erhalten hat. Die ersten Stadien bis zu 32 Zellen waren ungefärbt in Alkohol einigermaßen zu erkennen, spätere Stadien, wie schon erwähnt, im Gegensatz zu SAMASSAS Angaben nur mit den größten Schwierigkeiten. Einigermaßen zum Ziele gekommen bin ich hier nur bei starker Vergrößerung und intensiver Beleuchtung mit schräg auffallendem, konzentriertem Sonnenlicht. Daß dabei die außerordentliche Wärme im Brennpunkte, die ich durch Vorsetzen von Wasser zu absorbieren suchte, sehr störend wirkte, wird man leicht ermessen.

Gefärbt habe ich die Schnitte durchgehend in Hämalaun und darauf in einer alkoholischen Lösung von Pikrinsäure; man erhält damit eine sehr klare Differenzierung von Plasma und Dotter. Die Verwendung der HEIDENHAINschen Lösung ist unzweckmäßig, weil sich darin auch der Dotter sehr stark färbt.

Ich habe geglaubt, die Methoden, mittels deren ich zum Ziele,

oder auch nicht zum Ziele gekommen bin, etwas ausführlicher darstellen zu sollen, weil die technischen Schwierigkeiten der Hauptgrund sind, weshalb die Entwicklungserscheinungen am Dauerei noch so ungenügend bekannt waren und auch durch meine Untersuchungen keine restlose Klärung erfahren haben.

3. Die ersten Teilungen bis zum Stadium 8.

Die Furchungserscheinungen bis zur Ausbildung des Dauerstadiums habe ich an *Daphnia magna*, *D. pulex* und *D. longispina*, die weitere Entwicklung nach der Ruhezeit an *Daphnia pulex*, *D. longispina* und *Hyalodaphnia* untersucht, ohne daß ich, bis auf geringe Abweichungen, Unterschiede im Entwicklungstypus der vier Arten auffinden konnte. Die nachfolgenden Angaben gelten also, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, ohne weiteres für alle vier Species. Die Abbildungen 1—7 und Textfig. 1 stellen Schnitte durch Eier von *Daphnia magna*, alle andern Abbildungen Schnitte durch Eier von *Daphnia pulex* dar. — In einer kürzeren Mitteilung, die im Biolog. Centralblatt 1912, Bd. XXXII, erschienen ist, habe ich auf die vorliegende ausführliche Darstellung unter Anführung der hauptsächlichsten Resultate bereits hingewiesen.

Form und Größe der Eier sind im allgemeinen bekannt. Die Eier aller untersuchten Formen sind längsgestreckt; ich fand als Durchschnittswerte für Länge und Breite folgende Zahlen in Millimetern: *Daphnia magna*: 0,42 zu 0,25, *Daphnia pulex* und *longispina*: 0,35 zu 0,20, *Hyalodaphnia*: 0,18 zu 0,10. Die Größe der Eier wechselt stark, was offenbar mit dem Ernährungszustand der Mutter zusammenhängt. Darauf ist es zurückzuführen, wenn im folgenden recht erhebliche Größendifferenzen unter den abgebildeten Schnitten zu bemerken sind. Ein wesentliches Längenwachstum tritt während der Entwicklung nicht ein, der schlüpfreife Embryo zeigt etwa dieselbe Größe wie das Ei.

Meine Untersuchungen setzen mit dem Stadium 16 ein. Alle Schnittserien, die ich von früheren Stadien erhielt, stimmen so gut mit den Angaben Weismanns und Ishikawas überein, daß ich glaubte, von einer erneuten, eingehenden Schilderung dieser Anfangsstadien zunächst absehen zu dürfen. Eine solche hätte sich ja namentlich mit dem Vorgang der »Paracopulation« zu befassen. Ein Eingehen auf diese Frage konnte ich mir im Rahmen dieser Darstellung um so eher ersparen, als es mir mit den mir bekannten Hilfsmitteln nicht gelang, in späteren Stadien eine Differenzierung unter einzelnen Blastomeren nachzuweisen, die mit dieser »Copulationszelle« in irgendwelche Beziehung gebracht werden könnte.

Die ersten Teilungen verlaufen wie am Jungfernei in der Tiefe des Dotters, während das Ei gleichzeitig die Dotterhaut abscheidet. Die Furchungskerne mit ihrem Plasmahof rücken bei *Daphnia* schon im Stadium 8, nicht erst wie bei *Moina*, im Stadium 16 an die Oberfläche; allerdings bleibt auch jetzt noch zwischen den Plasmainseln und der Peripherie des Eies eine einfache Lage von Dotterkugeln bestehen. Bis zum Stadium 8 einschließlich habe ich, in Übereinstimmung mit den Angaben Weismanns, auf Schnitten niemals auch nur eine Andeutung von Zellgrenzen nachweisen können, dagegen waren auf der Oberfläche feine Grenzlinien in mehreren Fällen deutlich zu erkennen. — Ich möchte hier noch zwei Beobachtungen wenigstens anführen, wenn ich sie auch nicht recht erklären kann.

In einem Ei, das die Teilung zum Stadium 4 vollendet hatte, waren die eben erst auseinandergerückten Blastomeren durch parallele Plasmazüge verbunden; zwischen denen die Dotterkugeln ziemlich regelmäßig angeordnet waren. Diese Plasmazüge nun zeigten alle genau in der Mitte zwischen den Blastomeren eine langgestreckte, sanfte Anschwellung. Von einer querverlaufenden Zellgrenze war noch nichts zu sehen.

Die zweite Beobachtung bezieht sich auf zwei Stadien von 8 und 16 Zellen von *Daphnia magna*. Hier traf ich in der Mitte eine Anhäufung von stärker färbbarem und granuliertem Plasma an, die sich über acht Schnitte à 10 μ, d. h. über etwa ein Fünftel der gesamten Eilänge erstreckt. Aus Fig. 1, die einen Querschnitt durch ein Stadium 16 darstellt, ist zu ersehen, daß die Plasmakörnchen im Centrum am dichtesten liegen und nach außen stark an Zahl abnehmen, und in die allgemeine Plasmagranulierung übergehen. In den die Kerne umgebenden Plasmainseln läßt sich keine Körnelung nachweisen, hier ist die Struktur wabenartig. In der Mitte scheinen die Dotterkugeln weniger zahlreich zu sein. Kerne oder Reste von Kernen habe ich in dieser Plasmagranulierung nicht nachweisen können. Sie ist auch weder auf früheren, noch auf späteren Stadien wiederzufinden; man müßte denn etwa an einen Zusammenhang mit den oben erwähnten, verstärkten Plasmazügen im Stadium 4 denken wollen.

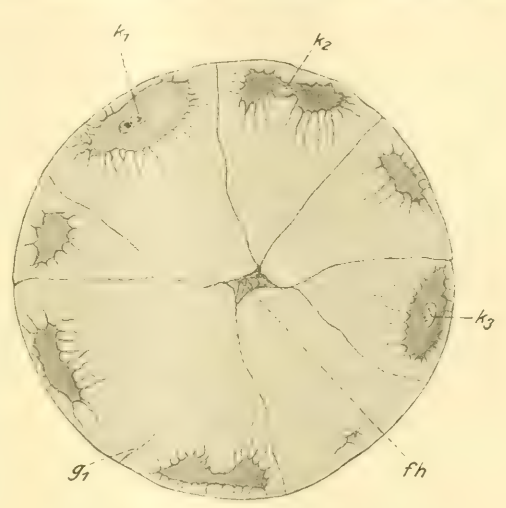
4. Die Teilungen vom Stadium 16 bis zur Bildung der Dotterzellen.

Während des Stadium 16 beginnen Zellgrenzen zwischen den Blastomeren aufzutreten, wie Fig. 1 zeigt. Wir sehen vier große, etwas unregelmäßig gestaltete Plasmainseln, die in vier Quadranten verteilt sind und typische, vielfach verzweigte Ausläufer besitzen.

Aus Quer- und Flächenschnitten ergibt sich, daß sie etwa Linsengestalt haben müssen. Deutlich zu erkennen sind zwischen ihnen die Zellgrenzen, die auf dem abgebildeten Querschnitt von der Peripherie etwa bis zur Hälfte des Eihalbmessers sich erstrecken. Oft, aber nicht immer, tritt an der Peripherie eine seichte Einfurchung des feinen Plasmasaumes auf, der als Rest des ehemals viel mächtigeren Keimhautblastems die Grenze der Furchungszellen bildet. Solche Furchen sind auf Fig. 1 links und oben deutlich zu erkennen. Die Grenzlinien selbst sind vollständig scharf, sie endigen ziemlich unvermittelt im umgebenden Nahrungsdotter. Auf Querschnitten, die in der Nähe des Eipoles geführt sind, laufen diese radiären Grenzen in der Mitte des Schnittes zusammen, so daß das Bild einer totalen Furchung resultiert. Tatsächlich läßt sich durch Verfolgen der Schnittserien nachweisen, daß an jedem Pol je zwei Zellen bereits vollständig von den andern abgegrenzt sind. Auch hier dringen die Grenzen etwa bis zur Hälfte des Radiusvectors vor. Die Zahl der mir vorliegenden Stadien dieses Alters ist nicht sehr groß, so daß ich nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob die Bildung dieser Zellgrenzen sofort mit dem Beginn der Kernteilung einsetzt und wie weit sie während dieses Stadiums fortschreitet. — Bis dahin könnte man immer noch von einer superficiellen Furchung reden, die folgenden Stadien zeigen aber, daß das Auftreten der Zellgrenzen in Wahrheit eine totale Durchfurchung des Eies einleitet.

Die Grenzen schneiden nämlich im weiteren Verlauf vollständig durch und treffen, schon auf dem nächsten Stadium 32, im Centrum des Eies aufeinander. Der Dotter wird damit unter die Furchungszellen aufgeteilt, ohne daß ein Restkörper in der Mitte übrig bleibt. Ich habe in Textfig. 1 und Fig. 2 zwei Querschnitte aus einer Schnittserie dargestellt, von denen der eine in der Nähe des Poles, der andre in der Mitte durch das Ei geführt ist, Fig. 3 zeigt einen Längsschnitt. Das Ei wird 64 Zellen besitzen, doch ist ein genaues Abzählen schon deshalb mit Schwierigkeiten verknüpft, weil fast in jeder Schnittserie einige Schnitte fehlen. Die Zellgrenzen sind vollkommen deutlich bis ins Centrum zu verfolgen, in der Mitte bleibt kein Rest ungefurchten Dotters. Allerdings ist die Anordnung der Grenzen nicht so regelmäßig radiär, wie man es sonst wohl bei totaler Furchung zu sehen gewohnt ist, da sie stets mehr oder weniger gekrümmt verlaufen. Auch erreichen durchaus nicht alle die Eimitte; viele vereinigen sich vorher mit benachbarten Zellgrenzen, so daß zwischen großen, bis zur Mitte reichenden Zellen kleinere liegen, die mehr der Peripherie anzugehören

scheinen. Nicht immer läßt sich ein wirkliches Furchungscentrum nachweisen, nach dem alle Zellgrenzen konvergieren, vielmehr stoßen oft zwei Zellen in der Mitte mit einer queren Scheidewand aneinander, während die übrigen Zellen in zwei Punkten rechts und links davon (Fig. 2 *fh*) zusammenlaufen. — Fast stets weichen die Furchungszellen in der Mitte etwas auseinander und lassen einen, manchmal von feinen Plasmafäden durchzogenen Spaltraum erkennen. Er ist auf den Querschnitten Textfig. 1, Fig. 2 u. 4 und besonders auf dem Längsschnitt Fig. 3 deutlich zu sehen (*fh*); oft erscheint er zweiteilig, wie in Fig. 2; doch vereinigen sich die beiden Spalträume später wieder, wie der Verlauf der Schnittserie ergibt. Ich stehe nicht an, diesen Spaltraum als den letzten Rest der Furchungshöhle zu betrachten.



Textfig. 1.
Querschnitt durch ein Stadium 64—128 in der Nähe des Eipoles. Vergr. 248.

Für die unregelmäßige Anordnung der Zellgrenzen sind meiner Ansicht nach mehrere Gründe verantwortlich zu machen. Erstens sind ja die Dauereier nicht kugelrund, sondern langgestreckt, so daß eine streng radiäre Anordnung der Furchungszellen nach einem Mittelpunkt nicht gut möglich wäre; sie müssen vielmehr, wie dies ja auch der Längsschnitt zeigt, nach einer Mittellinie konvergieren, die mit der Längsachse des Eies zusammenfällt. Es sind aber offenbar die Furchungszellen, so weit ich es bei der Betrachtung des Eies »in toto« erkennen konnte, durchaus nicht so regelmäßig angeordnet, wie etwa beim Jungfernei von *Diaphanosoma* nach SAMASSA (1893a, II. Fig. 3), sondern gegeneinander verschoben. Es wäre möglich, daß in früherenStadien auch hier schräg gerichtete Spindeln aufgetreten sind, wie sie SAMTER (1910) für *Leptodora* beschreibt.

Die sichere Folge dieser unregelmäßigen Zellanordnung aber ist, daß auf Querschnitten, namentlich, wenn sie in Polnähe geführt sind, einzelne Zellen nur angeschnitten sind, und so der Anschein erweckt wird, als erreichten diese Zellen die Eimitte nicht. Da ich aber auch

auf Querschnitten, die sicher genau senkrecht zur Längsachse durch die Eimitte geführt sind, einzelne solche kleine, peripher liegende Zellen angetroffen habe, liegt die Annahme nahe, daß einzelne Zellen — auf diesem Stadium von etwa 124 Zellen — wirklich das Centrum nicht erreichen. Wir hätten uns also vorzustellen, daß etwa vom Stadium 64 an durch tangentiale Teilungen einzelner Furchungszellen ungleiche Produkte entstehen: eine Zelle, die nur der Peripherie angehört, und eine, die bis ins Eicentrum reicht.

Textfig. 1 liefert auch die Erklärung, warum eine genaue Angabe der Zellzahl schon dieser frühen Stadien nicht mehr möglich ist. Auf dem Schnitt sind zwei in Teilung begriffene (K_1 und K_2) und ein ruhender Zellkern (K_3) zu sehen, auch die Plasmainseln zeigen, daß ein Teil der Zellen sich teilt, ein andrer ruht. Die Zellteilungen verlaufen also nicht mehr synchron. Ich habe nicht feststellen können, ob es stets dieselben Zellen sind, die in der Teilung vorauseilen. Es steht das in Zusammenhang damit, daß ich niemals qualitative Unterschiede unter den Furchungszellen — vergleichbar denen am Jungfernei von *Moina* — habe feststellen können. Vor allem gelang es mir nie, irgendwelche Verschiedenheiten im Verhalten der chromatischen Substanz aufzufinden.

Erklären muß ich noch, daß, wie namentlich Textfig. 1 und Fig. 2 und 3 zeigen, einzelne Zellgrenzen (g_1) im Dotter frei zu enden scheinen und eine gewisse Ähnlichkeit mit superficiellen Furchungsbildern hervorrufen. Man könnte annehmen, daß dies Zellgrenzen sind, die im Teilungsverlauf die Eimitte oder benachbarte Zellgrenzen noch nicht erreicht haben; denn ebenso, wie die ersten, rücken vielleicht auch die späteren Furchungslinien von der Peripherie nach dem Centrum zu vor. Es ist auch durchaus möglich, daß an solchen Stellen ein Übergang von quer zu flächenhaft getroffenen Zellgrenzen stattfindet. Dieser würde sich dann höchstens durch eine stärkere, diffuse Blaufärbung der betreffenden Stelle verraten, die ich in der Tat mehrmals beobachtete. Ich muß aber anführen, daß die Zellgrenzen Farbstoffe im allgemeinen nur schwer annehmen und in vielen Fällen — das gilt namentlich auch für die späteren Stadien — nur dann deutlich sichtbar zu machen sind, wenn man die Schnitte stark überfärbt. Allerdings bleiben die Zellgrenzen meist auch nach dem Differenzieren als stark lichtbrechende Linien kenntlich. Vielleicht handelt es sich bei solchen unvollständigen Zellgrenzen um Zerreißungen, die durch das Schneiden hervorgerufen sind. Dafür spricht vor allem, daß solche Zellgrenzen ebenso oft vom Centrum, als von der Peripherie ausgehen (Fig. 2 g_2), ja daß in vielen

Fällen Anfang und Ende der Linien wohl zu erkennen sind, während ein Mittelstück fehlt (Fig. 2 u. 3 g_3).

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß vom Stadium 32 an die gesamte Menge des Dotters vollständig durchgefurcht und auf einzelne Zellen verteilt ist. Im Innern ist kein ungefurchter Dotterrest oder Centralkörper nachzuweisen. Die Furchungszellen lassen zwischen sich im Innern den Rest einer Furchungshöhle bestehen. Der Keim erweckt auf diesem Stadium durchaus den Eindruck einer, durch totale, adäquale Furchung entstandenen Blastula mit stark reduziertem Blastocöl.

In der weiteren Entwicklung kommt es nun zur Bildung von Zellen, die ihrer Funktion nach den Dotterzellen oder Vitellophagen der Arthropoden in Parallele zu setzen sind, wenn auch, infolge der vorangehenden totalen Durchfurchung des Eies, eine Homologisierung nicht ohne weiteres angängig erscheint.

Bekanntlich erfolgt bei vielen Arthropoden, so namentlich bei Insekten und Crustaceen, die Dotterkernbildung in der Weise, daß nach den intravitellin verlaufenden ersten Teilungen entweder bei der Blastodermbildung einzelne Kerne im Dotter zurück bleiben, oder nach erfolgter Blastodermbildung wieder ins Innere zurückwandern, ohne daß es dabei zu deutlichen radiären, mitotischen Teilungen käme. Im Gegenteil zeigen diese Dotterkerne vielfach die Tendenz sich amitotisch zu teilen. Wenn überhaupt, so tritt eine Zerklüftung und Aufteilung des Dotters in einzelne, die Kerne umgebende Zellbezirke erst bedeutend später, in der sogenannten sekundären Dotterfurchung ein. Bis dahin darf man also korrekterweise nur von Dotterkernen reden.

Bei den Dauereiern nun erfolgt im Gegensatz hierzu eine deutliche Zellbildung, indem die pyramidenförmigen Furchungszellen ihren inneren, größeren, stark dotterhaltigen Teil durch eine mitotische Teilung in radiärer Richtung abschnüren (Fig. 4). Zwischen beiden Teilen bildet sich dann eine deutliche Zellgrenze aus, so daß nun der Kern mit seinem Dotterbezirk rings von Zellgrenzen umgeben ist (Fig. 4 *dz*). Wir müssen also von wirklichen Zellen reden, wie dies auch Samassa (1897) getan hat. Der Charakter dieser Dotterzellen bleibt auch weiterhin stets klar zu erkennen, sowohl in ihrem Äußeren, als in ihrem Verhalten bei der Teilung und in ihrem späteren Schicksal.— Die Dotterzelle ist stets größer, als die zurückbleibende Blastodermzelle, d. h. sie erhält die größere Menge des Dottermaterials, dagegen sind die Plasmainseln gleich groß in beiden Zellen. Die radiären Teilungen erfolgen durchaus nicht gleichzeitig im ganzen Umfang des Eies,

sondern ziemlich vereinzelt und auf eine längere Spanne Zeit verteilt, so daß man nur selten auf einem Schnitt mehr als zwei solcher radiärer Spindeln antrifft. Es tritt also auch hier jener Asynchronismus der Teilungen in Erscheinung, auf den schon hingewiesen wurde. Ich habe natürlich an Schnittserien nie beobachten können, ob einzelne periphere Zellen mehrmals solche Dotterzellen abschnüren, wie dies Häcker für *Moina* annimmt, der von »Polzellen der Vitellophagen« spricht. Ich glaube aber nicht, daß dies bei *Daphnia* der Fall ist, denn die peripher verbleibende Zelle ist stets zu klein, um noch einmal eine Dotterzelle nach dem Innern abzugeben. Von einer konzentrischen Anordnung der Dotterzellen »in radiären Reihen« habe ich nie etwas bemerken können.

Die Dotterzellen teilen sich bald wieder (Fig. 5), und zwar, ihrem Zellcharakter entsprechend, stets mitotisch. Eine bestimmte Richtung dieser Spindeln war nicht nachzuweisen. Es entstehen im Innern zahlreiche, kleinere Dotterzellen, die sich polygonal dicht aneinanderlegen.

Von dem Augenblick an, wo alle ursprünglich das Eicentrum erreichenden Furchungszellen ihren centralen, größeren Teil als Dotterzelle abgeschnürt haben, hören diese radiären Teilungen auf. In der Folge erhalten die Dotterzellen keinen Zuwachs mehr vom Blastoderm, jede der beiden Zellarten entwickelt sich vollständig getrennt von der andern. In Fig. 5 habe ich einen Querschnitt durch ein Stadium dargestellt, das die Dotterzellbildung eben erst beendet haben kann; natürlich läßt sich dies Alter nur abschätzen und zwar nach Größe und annähernder Zahl der Zellen. An der Peripherie liegen, etwas unregelmäßig verteilt, die Blastodermzellen, im Innern die Dotterzellen, von denen sich eine gerade teilt. Die Zellgrenzen sind etwas undeutlich, können aber, wie ich oben hervorhob, durch starke Färbung sichtbar gemacht werden. Die Blastodermzellen haben sich noch nicht zu einem epithelialen Verband geordnet, vielmehr springen einzelne Zellen mit kreisförmiger oder polygonaler Kontur gegen die Dotterzellen vor. Diese zeigen ebenfalls noch recht unregelmäßige Grenzen und sind ebenso wie die Blastodermzellen noch vollständig mit Dotterkugeln angefüllt. Beide Zellarten unterscheiden sich bis jetzt nur durch ihre Lage; die die Kerne umgebenden Plasmahöfe sind durch die vielen Teilungen, zwischen denen nie eine Vergrößerung durch Dotterresorption eintrat, stark verkleinert.

In der Folge, während sich beide Zellarten weiter teilen, beginnt nun tatsächlich ein Unterschied zwischen ihnen sich geltend zu machen.

Die Dotterzellen zeigen die Tendenz sich abzurunden, während ihre Plasmainsel immer kleiner wird, bis sie zuletzt fast völlig schwindet. Die Blastodermzellen aber ordnen sich immer mehr in Form eines Epithels an, die Zahl der in ihnen enthaltenen Dotterkugeln nimmt ab, offenbar infolge Resorption, während das Zellplasma an Menge zunimmt und sich an der Peripherie der Zellen sammelt, so daß schließlich die benachbarten Zellen in einem, das ganze Ei umgebenden Plasmamantel zusammenstoßen.

5. Das Auftreten der Urkeimzellen und das Dauerstadium.

Bevor die Bildung eines deutlichen Blastoderms zum völligen Abschluß kommt, setzen Vorgänge ein, die zur Sonderung der Zellgruppe führen, die Häcker »hintere Binnenkerngruppe« genannt und konstant in den Dauereiern von *Moina*, *Daphnia* und *Ceriodaphnia* angetroffen hat. Samassa hat diese Zellgruppe niemals beobachten können; das scheint mir um so wunderbarer, als gerade sie mir beim Beginn meiner Untersuchung sofort als ein höchst augenfälliges Objekt in den zunächst untersuchten Dauerstadien auffiel. Erst viel später gelang es mir, ihre Entstehung und ihr späteres Schicksal zu verfolgen. Erstens konnte ich feststellen, daß die Bildung dieser Zellgruppe bei *Daphnia* etwas anders erfolgt, als bei *Moina*, vor allem aber ließ sich ihr Schicksal mit völliger Sicherheit bis zum Übergang in die Gonaden verfolgen.

Wir haben somit die frühzeitig, vor der Keimblattbildung auftretenden Urkeimzellen vor uns. Häcker (1899) hat auf die Möglichkeit einer solchen Deutung bereits hingewiesen, möchte die Gruppe aber lieber für einen besonderen Herd von Dotterzellen halten, zumal er keinen Unterschied zwischen »Dotterkernen« und »hinteren Binnenkernen«, und auch keinen genetischen Zusammenhang mit den Ovarien nachweisen konnte.

Die Bildung der Gonadenanlage, wie ich diese Zellgruppe nennen will, setzt also bald nach dem Abschnüren der Dotterzellen ein. In mehreren Schnittserien durch Stadien dieses Alters zeigen an einer bestimmten Stelle des Blastoderms — wie sich später ergeben wird, an der Bauchseite — etwa zehn bis zwölf Blastodermzellen eine charakteristische Veränderung (vgl. Fig. 6 u. 7). Ihr Dottergehalt ist wesentlich gesunken, während das eigentliche Zellplasma an Masse gewonnen hat. Es ist also eine starke Dotterresorption eingetreten. Darauf ist wahrscheinlich auch die erhöhte Affinität der Zellen zu den Farbstoffen zurückzuführen, die es unmöglich macht, zwischen ihnen deutliche

Zellgrenzen zu erkennen. Das Plasma der Zellen zeigt starke Granulierung und entsendet in den Dotter unregelmäßige Fortsätze (Fig. 6); einzelne der Zellen erscheinen aus dem Blastodermverband wie herausgedrängt (Fig. 7). Die Kernbläschen sind recht undeutlich, auch die etwas vergrößerten Nucleoli heben sich nicht sehr gut vom umgebenden, stark gefärbten Plasma ab. Darauf ist die Unsicherheit in der Zahlenangabe zurückzuführen, ich habe in den verschiedenen Eiern im Minimum zehn, im Maximum zwölf Kerne in dieser einwandernden Zellgruppe gezählt. Mitosen habe ich niemals auffinden können. — Nach alledem handelt es sich um eine Immigration von zehn bis zwölf Blastodermzellen, die in starker, chemischer Umsetzung begriffen erscheinen. Aus besonders gut orientierten Querschnittserien ergibt sich, daß die Einwanderung an einer eng begrenzten, kreisförmigen Stelle von 4 μ Durchmesser erfolgt, deren Lage in allen mir zur Verfügung stehenden Eiern stets dieselbe ist, nämlich um ein Drittel der Eilänge von dem einen Pol entfernt. — Ich hebe auch hier hervor, daß es mir nicht gelungen ist, in den kurz vorausgehenden Altersstadien auf Schnittserien irgendeine Differenzierung an dieser Stelle des Blastoderms nachzuweisen. Die einwandernden Zellen zeigen die Tendenz, sich unterhalb des Blastoderms auszubreiten (Fig. 7), später schließen sich die seitlichen Blastodermzellen an dieser Stelle wieder zusammen, und wir erhalten dicht unter der äußeren Zellschicht eine einheitliche, flache Zellgruppe.

Fig. 8 stellt einen Querschnitt durch ein Ei von *Daphnia pulex* dar, in dem die Einwanderung der Gonadenanlage eben vollendet ist. Der Schnitt läßt zunächst eine Weiterbildung der Blastodermzellen sowohl als der Dotterzellen in dem oben angegebenen Sinne erkennen. Dicht unterhalb des Blastoderms ist eine flache Zellgruppe quer geschnitten. Wie der Verlauf der Schnittserie ergibt, besteht sie aus etwa 50 Zellen und ist wieder um etwa ein Drittel der Eilänge von dem einen Pol entfernt. Die Zellen gleichen in ihrem Habitus noch durchaus den einwandernden Zellen in Fig. 6 und 7, namentlich ist ihre Begrenzung noch recht unregelmäßig und ihr Plasma stark granuliert. Die Kerne sind allerdings wieder vollkommen deutlich, sie gleichen durchaus denen der andern Zellen. Ohne Zweifel hat sich diese Zellgruppe aus den kurz vorher an derselben Stelle einwandernden Zellen gebildet. Mein Material ist hier leider etwas unvollständig. Ich kann nicht mit Sicherheit sagen, wie die hohe Zahl der Urkeimzellen entstanden zu denken ist. Entweder wird man annehmen müssen, daß noch mehr Zellen, als die von mir beobachtete Höchstzahl 12 ein-

wandern, oder daß die eingewanderten Zellen sich mehrmals geteilt haben. Teilungsfiguren habe ich aber niemals in der Gonadenanlage nachweisen können; diese Teilungen müßten also sehr schnell und sofort nach der Einwanderung erfolgt sein. Jedenfalls steht das eine fest, was mir im besonderen von Interesse zu sein scheint, daß es sich nicht um die Bildung einer einzigen Urkeimzelle, sondern um die gleichzeitige Einwanderung einer größeren Zahl handelt. Wie die weitere Entwicklung ergibt, erfolgt die Keimzellbildung in der Nähe des aboralen Poles; an der Seite des Eies, an der die Gonadenanlage liegt, wird später auch der Mitteldarm gebildet, es ist die Bauchseite. Das Ei ist also von nun an bilateral-symmetrisch orientiert.

Die Periode der Zellverlagerung hat mit dem Einwandern der Urkeimzellen zunächst einmal, und zwar für längere Zeit ein Ende erreicht; bis zum Erreichen des Dauerstadiums, auf dem die Ablage des Eies mit dem Ephippium erfolgt, findet nur noch eine Entwicklung in Form histologischer Differenzierung statt.

Einmal werden die schon begonnenen Prozesse der Dotterresorption in Blastoderm- und Urkeimzellen zu Ende geführt. Namentlich die letztgenannten verändern sich stark, Dotterkugeln finden sich in ihnen bald nur noch ganz vereinzelt (Fig. 9). Die ganze Gruppe, die dem Blastoderm immer noch breit anliegt, rundet sich gegen den Dotter mehr und mehr ab; die Plasmastruktuierung wird gleichförmiger und zwischen den Zellen lassen sich bereits Andeutungen von Zellgrenzen nachweisen. Ihren zukünftigen Charakter als Keimelemente lassen aber die Zellen vorläufig noch nicht erkennen, insbesondere sind die Kerne noch klein und zeigen keine Veränderungen im Verhalten der Chromatinelemente. Auch in den Blastodermzellen schreitet die Dotterresorption fort, wenn auch nicht in demselben Grade wie in der Gonadenanlage. Dabei wird die periphere Hälfte der Zellen, die auch den Kern enthält, mehr und mehr frei von Dotterkugeln, die sich nur noch in der centralen Hälfte angehäuft finden; die Grenze des Blastoderms gegen die Dotterzellen ist ringsum vollkommen deutlich und bildet einen einheitlichen Kreis, auch die radiären Grenzen der Blastodermzellen sind jetzt besser zu erkennen. Die Dotterzellen vermehren sich noch in beschränktem Maße durch einzelne mitotische Teilungen; ihre Kerne, die zunächst noch größer als die der Blastodermzellen sind, werden kleiner und enthalten neben einem Nucleolus das Chromatin in feinster Verteilung auf dem achromatischen Gerüst.

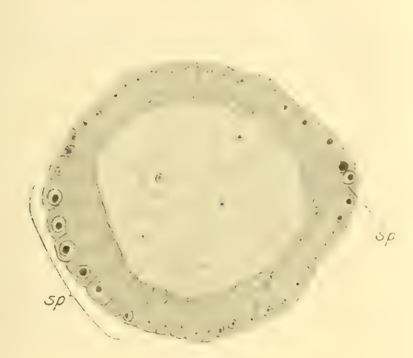
Neben diesen Weiterbildungen tritt aber auch noch eine neue Differenzierung auf. Nahe dem Kopfpol des Eies und zwar der Gonaden-

anlage gegenüber, also auf der Dorsalseite, zeigen zwei Gruppen von Blastodermzellen, die symmetrisch zur Medianebene liegen, ein verstärktes Wachstum in Höhe und Breite. Ferner nimmt die Zahl der in ihnen lagernden Dotterkugeln ab, und die Zellen zeigen, offenbar in Zusammenhang damit eine erhöhte Affinität zu Farbstoffen. Die Kerne sind ebenfalls vergrößert und enthalten einen auffallend großen Nucleolus. — Es ist dies die Anlage des Oberschlundganglions, die sogenannte Scheitelplatte. Fig. 10 zeigt diese Anlage auf einem etwas schräg geführten Längsschnitt durch ein Ei von *Daphnia pulex*, das kurz vor der Ablage steht. Die mehrschichtige Anordnung der Blastodermzellen am aboralen Pol ist durch die schräge Schnittführung vorgetäuscht. Bemerkenswert ist in diesem Ei die lockere Anordnung der Dotterzellen, die deutlich kugelige Form zeigen. Wie ich schon oft hervorheben mußte, ist die Form der Dotterzellen nicht immer so deutlich zu erkennen, es liegt dies daran, daß, wie schon SAMASSA angibt, durch die Konservierung und durch das Überführen das Blastoderm sich meist etwas zusammenzieht und so durch Druck auf die Dotterzellen diese dicht aneinanderpreßt, dadurch werden die Zellgrenzen undeutlich. Sehr gut lassen sich die Dotterzellen sichtbar machen, indem man, wie SAMASSA, konservierte oder noch besser vielleicht frische Eier unter einer starken Lupe vorsichtig zerreißt, da dann stets auch unverletzte und Kugelform aufweisende Zellen aus dem Ei austreten. Ein späterer Schnitt derselben Serie zeigt an gewohnter Stelle die Gonadenanlage. Wie Fig. 11 erkennen läßt, sind hier nun auch Veränderungen in den Kernen aufgetreten. Diese sind vergrößert und enthalten neben fein verteiltem Chromatin einen großen Nucleolus. Der Dotter ist nun vollständig resorbiert; die ganze Gruppe liegt noch immer dicht dem Blastoderm an, es ist das allerdings auf dem frontalen Längsschnitt nicht zu sehen.

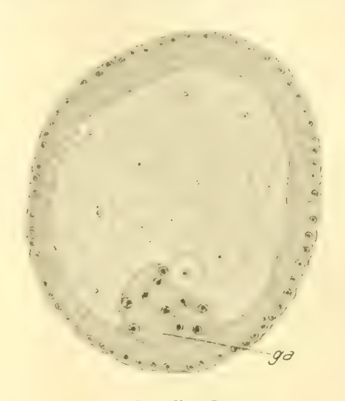
Auf diesem Stadium der Entwicklung befinden sich die Eier, wenn das mütterliche Tier das Ephippium abwirft. Da damit sofort die Möglichkeit gegeben ist, daß das Ei dem Eintrocknen oder Einfrieren ausgesetzt wird, muß es jetzt schon die Fähigkeit besitzen, beides zu überstehen, es hat also das sogenannte Dauerstadium erreicht. Das ist freilich nicht so zu verstehen, als ob die Eier auf dieser Entwicklungsstufe eine Zeit unbedingter Ruhe durchmachten. Gewisse Stoffwechselvorgänge müssen selbstverständlich stattfinden, wenn sie auch so gering sein können, daß sie sich einem Nachweis entziehen. Es ruht aber, wie ich im folgenden zeigen werde, nicht einmal die Entwicklung vollständig, wenn sie auch außerordentlich verlangsamt und

auf Veränderungen im Dottergehalt beschränkt ist. Deshalb ist das Dauerstadium als bestimmte Entwicklungsstufe stets gut zu erkennen und von andern Entwicklungsstadien zu trennen.

Dies Stadium, auf dem das Ei Kälte- und Trockenstarre übersteht und dabei — wenigstens unter normalen Verhältnissen — weitaus die längste Zeit der gesamten Entwicklungsdauer in relativer Ruhe verbringt, darf gewiß auch in morphologischer Hinsicht ein besonderes Interesse beanspruchen. Ich möchte deshalb im folgenden das über



Textfig. 2.
Querschnitt durch ein älteres Dauerstadium, mit den Scheitelplatten. Vergr. 248.



Textfig. 3.
Späterer Schnitt derselben Serie wie Textfig. 2, mit der Gonadenanlage. Vergr. 248.



Textfig. 4.
Modell des Dauerstadiums, linke Hälfte in Rückenlage von innen gesehen. Vergr. 248.

den Aufbau des Dauerstadiums Gesagte an der Hand der Textfig. 2—4 und Fig. 12 noch einmal kurz zusammenfassen. Textfig. 2 und 3 stellen etwas schräg geführte Querschnitte aus einer Serie und Fig. 12 einen frontalen Längsschnitt dar. Textfig. 4 zeigt ein rekonstruiertes Modell,

das nur die linke Hälfte des in der Mittelebene duichschnittenen Eies darstellt; die kugeligen Dotterzellen sind aus dem Innern entfernt zu denken. Das Ei ist in Rückenlage dargestellt, um durch die Beleuchtung die Scheitelplatte besser hervortreten zu lassen.

Das Ei ist im Dauerstadium rings von einem einschichtigen Cylinderepithel bedeckt, dessen hohe, schmale Zellen in ihrer inneren Hälfte noch stark mit Dotter beladen sind. Rings deutlich abgesetzt sind dagegen die das Eiinnere in großer Zahl erfüllenden Dotterzellen. Diese sind größer als die Epithelzellen, kugelig, und so stark mit Dotter beladen, daß sich das Zellplasma außer in den zwischen den Dotterkugeln verteilten Granulis nur noch dicht um den kleinen, oft exzentrisch liegenden Kern nachweisen läßt (siehe auch Fig. 13). Das Kopfende und zugleich die Dorsalseite des Eies ist durch die paarige Anlage des Oberschlundganglions oder die Scheitelplatte kenntlich. In diesen Zellen ist die Dotterresorption weiter fortgeschritten als im übrigen Blastoderm. Auf der Gegenseite des Eies endlich, nahe dem aboralen Pole, finden sich die Urkeimzellen. Sie stellen eine Gruppe von 50—60 Zellen dar, etwa von der Form einer dicken Linse. Diese Zellen sind vollständig dotterfrei, ihre Kerne sind groß und enthalten einen auffälligen Nucleolus. Prinzipiell dieselbe Ausbildung habe ich bei den Dauerstadien von *Daphnia magna*, *pulex*, *longispina*, *Hyalodaphnia* und *Ceriodaphnia* gefunden, namentlich war die Gruppe der Urgeschlechtszellen stets in derselben Lage und Ausbildung nachzuweisen.

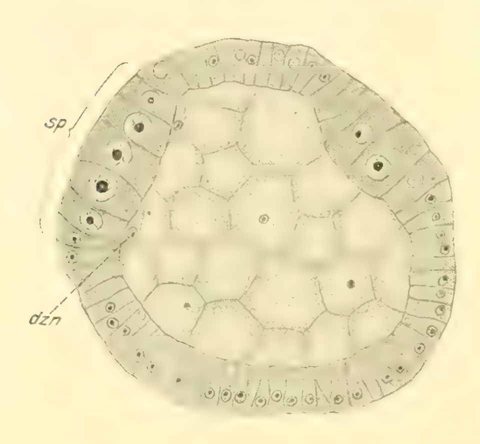
6. Die Wiederaufnahme einer schnelleren Entwicklung und die Bildung des unteren Blattes.

Auf die Dauer der Ruhezeit, auf die die weitere Entwicklung anregenden äußeren Ursachen und verwandte Fragen werde ich im zweiten Teil meiner Untersuchung eingehen. Erwähnt sei jetzt schon, daß sich Dauereier aus einer Population unter gleichen Bedingungen individuell sehr verschieden verhalten bezüglich des Entwicklungsbeginnes. Das war sehr störend für das Aufsuchen gewisser Entwicklungsstadien, wie die Bildung des unteren Blattes, die von außen nicht zu erkennen ist.

Die Wiederaufnahme einer schnelleren Entwicklung ist histologisch zu erkennen an einer beschleunigten Resorption des Dotters. Allerdings setzt diese auch während der Ruhezeit nicht vollständig aus. Schneidet man nämlich ältere Dauerstadien, so zeigt sich, daß namentlich in den Zellen der Scheitelplattenanlagen der Dottergehalt gesunken ist, ja später finden sich dann in den immer deutlicher sich

abhebenden zukünftigen Sinneszellen überhaupt keine Dotterkugeln mehr vor (Textfig. 2 und Fig. 12). Aber auch die übrigen Blastodermzellen enthalten jetzt weniger Dotter als bei Antritt des Ruhestadiums, der Epithelcharakter tritt daher immer deutlicher hervor. Diese Vorgänge erfahren also eine Steigerung beim Beginn der Weiterentwicklung. Dazu kommt eine Veränderung auch in den Dotterzellen. Fig. 12 zeigt zwei Dotterzellen, die dicht am Blastodern liegen und in charakteristischer Umbildung begriffen sind. Sie sind kleiner als die übrigen Dotterzellen, und besitzen eine deutlich plasmatische Grundsubstanz, in der wenige, aber größere Dotterkugeln eingebettet liegen; der Kern ist vollkommen deutlich, und zeigt keine Spur einer Auflösung. Ich habe solche Dotterzellen ganz regelmäßig auffinden können (Fig. 13). Offenbar handelt es sich um Zellen, die in eifriger Dotterresorption begriffen sind. Darauf deuten auch die in den einzelnen Dotterkugeln auftretenden Veränderungen hin, die ähnlich sind den von Samassa (1893a) für das Jungfernei beschriebenen. Es zeigen sich kleine, stark lichtbrechende Bläschen (Fig. 13), die sich später mit Plasmafarbstoffen stark färben, dann wird die Grenze der Kugel undeutlich und der gesamte Dotter wird vom Plasma der Zelle aufgenommen. Wenn sich Samassa allerdings die Bläschen mit Luft erfüllt denkt, so muß ich dem aus physikalischen Gründen widersprechen; ich halte es nach den Gesetzen der Oberflächenspannung für ausgeschlossen, daß Luft während der kurzen Zeit des Überführens in so kleine Hohlräume eindringen kann. Es handelt sich offenbar um eine Verflüssigung des Dotters, der schließlich in Zellplasma übergeführt wird. Wieder fällt hierbei die starke Färbbarkeit des Plasmas auf. Ich glaube aus den wiederholten Beobachtungen schließen zu dürfen, daß mit der Dotterresorption chemische Veränderungen Hand in Hand gehen, die ein verändertes Verhalten gegenüber den Farbstoffen bedingen. Da diese in Umwandlung begriffenen Zellen immer dicht dem Blastoderm anliegen, ist leicht zu verstehen, wie sie durch Abgabe von Eiweißmaterial den Blastodermzellen Baustoffe liefern können. Die Dotterzellen gehen aber dabei nicht zu grunde, vielmehr kann ich auf meinen Schnitten alle Übergänge von intakten Dotterzellen zu kleinen, völlig dotterfreien und dicht dem Blastoderm anliegenden Zellen finden, wie solche auf den Fig. 12, 13 und Textfig. 5 deutlich zu erkennen sind. Bemerkenswert ist nun vor allem, daß ich solche Zellen nur an der Ventralseite und in der Region der Scheitelplatten habe nachweisen können, also stets an Stellen, über die sich später das untere Blatt ausbreitet. Ich werde weiterhin darauf zurückkommen.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen oder nur wenig später setzt die Bildung des unteren Blattes ein, das die Anlagen von Mitteldarm und Mesoderm enthält. Sie erfolgt nach demselben Typus, wie bei dotterreichen Jungferneiern, von einer ventralen Blastozone aus durch Immigration. Ich muß die Angaben HÄCKERS und SAMASSAS bestätigen, daß es außerordentlich schwierig ist, diesen Vorgang zu Gesicht zu bekommen. Ich habe unter mehreren hundert Schnittserien, die ich von Eiern dieses Alters besitze, nur zwei gefunden, die die Immigration zeigen, eine Querschnitt- und eine Längsschnittserie, von denen die zweite zum Teil zerrissen ist. Aus diesen Zahlen läßt sich meines Erachtens der Schluß ziehen, daß dieser Vorgang außerordentlich rasch verläuft, und deshalb der Beobachtung sich meist entzieht. — Ähnliches gilt übrigens auch für die Immigration der Urkeimzellen, wenn auch hier das Zahlenverhältnis etwas größer ist, etwa 5 zu 150. — Die eine mir zur Verfügung stehende Schnittserie ist vollständig und so gut orientiert, daß sie den Vorgang mit aller wünschenswerten Deutlichkeit erkennen läßt.



Textfig. 5.
Querschnitt aus einer Serie, die die Einwanderung des unteren Blattes zeigt. Region der Scheitelplatten. Vergr. 313.

Textfig. 5 stellt zunächst einen Schnitt durch das Vorderende dar. Auffallend ist die Vergrößerung der Zellen der Scheitelplatten. Links liegen zwei umgewandelte Dotterzellen. Die folgenden Schnitte lassen vielfach tangentiale Teilungen im Blastoderm erkennen. Unterhalb des Blastoderms liegen, zunächst vereinzelt, kleine Zellen, die durchaus umgewandelten Dotterzellen gleichen und zum Teil auch noch Dottereinschlüsse führen. Ihre Zahl wächst nach der Eimitte zu, sie treten immer dichter zusammen, und sind, wie der Verlauf der Schnittserie immer deutlicher erkennen läßt, in zwei Längsstreifen angeordnet, die die Mittellinie des Eies frei lassen. Diese Zellstreifen gehen schließlich — etwa auf dem 30. Schnitt der Serie — kontinuierlich in die seitlichen, nach dem Kopfende zu vorgeschobenen Flügel des unteren Blattes über. Zwischen diesen beginnt dann im 26. Schnitt die Blastozone. Wie die Fig. 14 und 15 erkennen lassen, handelt es

sich um die Einwanderung eines soliden Zellzapfens; radiäre Spindeln lassen sich darin nicht nachweisen, wohl aber finden sich im Innern in den bereits eingewanderten Zellen einzelne tangentiale Spindeln (Fig. 15). Im Umkreis der Immigrationsstelle finden tangentiale Teilungen im Blastoderm statt, wie auch Fig. 14 und 15 zeigen. Dadurch wird offenbar für die einwandernden Zellen Ersatz geschaffen. Rechts und links von der Blastozone liegen die seitlichen Flügel des unteren Blattes. Sie stehen zunächst noch nicht in direktem Zusammenhang mit den einwandernden Zellen. Aus den folgenden Schnitten ergibt sich, daß ein einheitliches unteres Blatt sich bereits über die ganze Ventralfläche bis nahe an den aboralen Pol ausgebreitet hat, das aus einem höheren Mittelteil und zwei seitlichen einschichtigen Flügeln (Fig. 16) besteht. Dieser Unterschied verstreicht jedoch gegen Ende (Fig. 17). Die Blastozone selbst erstreckt sich nur über zehn Schnitte, sie stellt eine eng begrenzte, etwa kreisförmige Stelle von 50 μ Durchmesser dar, weiterhin ist das untere Blatt vom Ectoderm bereits geschieden. Es erweckt den Anschein, als ob die Blastozone sich früher weiter nach dem aboralen Pol zu erstreckt habe, daß hier aber die Trennung von unterem Blatt und Ectoderm eher vollzogen wird. Dafür spricht, daß an manchen Stellen der Zusammenhang noch ein recht enger ist, wie Fig. 17 erkennen läßt. Diese zeigt auch, daß in den hinteren Partien des unteren Blattes ein reges Wachstum stattfindet; SAMASSA (1893a) hat in der Jungferneientwicklung eine entsprechende Stelle »die Keimzone des unteren Blattes« genannt. Über dem unteren Blatt liegt, stets deutlich von ihm getrennt, die einheitliche Gonadenanlage. Sie beginnt 15 μ vor dem hinteren Rande der Blastozone und erstreckt sich über neun Schnitte von je 5 μ Dicke. Die Kerne der Keimzellen zeigen jetzt reichliche Chromatineinlagerung, das Plasma hebt sich durch einen helleren Farbton von den Zellen des unteren Blattes ab. — Was die einzelnen Zellen anbelangt, die sich zwischen der Blastozone und den Scheitelplatten nachweisen lassen, so können wir wohl nicht zweifeln, daß die Mehrzahl von ihnen vom unteren Blatt nach vorn gewandert sind. Da aber andererseits, schon bevor die Immigration beginnt, gerade an dieser Stelle umgewandelte Dotterzellen sich finden und diesen die einwandernden Zellen bis auf das Fehlen von Dotterresten vollständig gleichen, so ist es zum mindesten hochwahrscheinlich, daß die umgewandelten Dotterzellen in die Mesodermflügel des unteren Blattes mit einbezogen werden.

Von dem folgenden Entwicklungsstadium, das die Einwanderung des unteren Blattes vollzogen zeigt, besitze ich mehrere Schnittserien

von *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina* und *Hyalodaphnia*. Sie stimmen alle vollständig überein und lassen sich vor allen Dingen direkt an das vorangehende Stadium anschließen. Danach breitet sich also das untere Blatt im Laufe der weiteren Entwicklung gleichmäßig an der gesamten Ventralseite des Eies aus. Es erstreckt sich dann als eine mehrschichtige Zellage von gleicher Dicke von der Region der Scheitelplatten bis zum aboralen Pol, nach hinten zu verbreitert es sich immer mehr und greift am künftigen Schwanzpol bereits auf die Dorsalseite über (siehe auch Textfig. 6). Eine Differenzierung des Mittelstreifens, aus dem später der Mitteldarm hervorgeht, hat noch nicht stattgefunden; die mittlere, erhöhte Partie ist vollständig verstrichen. Die Gonadenanlage ist stets nachweisbar, sie liegt ungeteilt und ungeändert an gewohnter Stelle, um ein Drittel der Eilänge vom aboralen Pol entfernt.

Zu dieser Zeit erfolgt auch die Bildung einer zweiten Haut innerhalb der ersten, der sogenannten Dotterhaut, und zwar zunächst als ein äußerst feines chitinöses Häutchen.

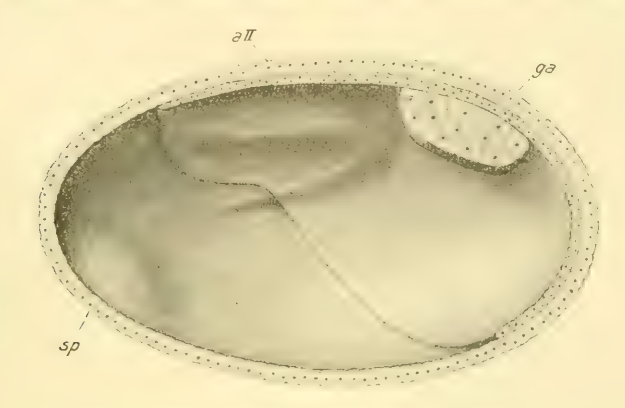
7. Das fernere Schicksal der Urkeimzellen.

Im weiteren Entwicklungsverlauf setzt nun zunächst die äußere Gliederung des Embryos und späterhin die Organbildung ein. Ich werde mich in meiner Darstellung mit diesen Verhältnissen nur insoweit befassen, als es zum sicheren Nachweis des ferneren Schicksales der Urkeimzellen nötig ist. Alle diese Vorgänge stehen nach meinen Beobachtungen in den Haupttatsachen vollständig in Übereinstimmung mit den Anschauungen, die uns namentlich die Arbeit Grobbens über das Jungfernei von *Moina* vermittelt hat.

Es ist möglich, daß auch beim Dauerei von *Daphnia* die Gestaltbildung mit dem Auftreten der dorsalen Furche beginnt, die bei *Moina* am Jungfern- und Dauerei beobachtet wurde; wenigstens habe ich einigemale auf Schnittserien eine entsprechende Einschnürung beobachtet. Da ich sie aber nur sehr selten antraf, und auch nicht sicher bin, ob es sich nicht um Schrumpfungserscheinungen handelt, kann ich diese Frage hier nicht entscheiden.

Deutlich nachzuweisen ist aber dann stets die Anlage der zweiten Antennen. Diese entstehen an den Seiten des Keimes, etwa in der Mitte, und zwar nicht in Form von Ausstülpungen des Ectoderms, sondern indem Furchen einschneiden, die schließlich einen zapfenartigen Vorsprung abschnüren, dessen freies Ende frühzeitig sich in zwei Äste zu spalten beginnt. Ein etwas schräg geführter Querschnitt

(Fig. 19) läßt deutlich erkennen, daß die Antennenanlagen sich zunächst fast gar nicht über die Oberfläche des Eies erheben, vielmehr wie in das Blastoderm eingedrückt erscheinen. Die rechte Antennenanlage ist näher an der Basis getroffen, wo sie nur einen einheitlichen Zapfen darstellt, der rechts und links durch zwei tiefe Furchen vom Ectoderm geschieden ist. Die linke Antenne ist mehr caudalwärts getroffen, sie ist hier vollständig vom Ectoderm getrennt und auch bereits in zwei Äste gespalten. Das untere Blatt legt sich über die Antennenanlage weg, wird also in die Bildung der Antennen mit einbezogen; es hat sich noch weiter ausgebreitet und erreicht am Kopfpol die Region der Scheitelplatten. Am besten sind diese Verhältnisse aus Textfig. 6 zu



Textfig. 6.
Modell eines Eies, in dem die Einwanderung des unteren Blattes vollendet ist, und die Bildung der zweiten Antennen beginnt; linke Hälfte in Rückenlage von innen gesehen. Vergr. 248.

ersehen, die wieder ein rekonstruiertes Modell in derselben Lage wie Textfig. 4 darstellt. Die Scheitelplatten sind, wie Fig. 18 zeigt, jetzt mehrschichtig geworden und schicken sich offenbar an, ins Innere zu versinken. In ihrem Umkreis lassen sich tangentiale Teilungen der Blastodermzellen nachweisen. An der Gonadenanlage (Fig. 20) beginnen nun auch Gestaltsveränderungen aufzutreten. Während sie bis dahin etwa die Form einer dicken Linse hatte (siehe auch noch Textfig. 6), flacht sie sich jetzt mehr und mehr ab und streckt sich in der Querrichtung des Eies: sie schickt sich also zur Teilung an.

Während sich nun fernerhin die Antennen strecken, erfolgt die Differenzierung des Mitteldarmes aus dem unteren Blatt, zunächst in Form eines soliden Zellstranges, während am aboralen Pol eine zapfenartige, solide Einsenkung des Ectoderms auftritt, das Procto-

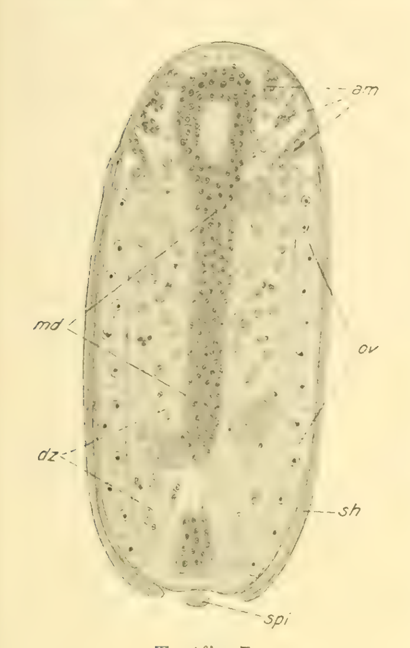
däum. Unterdessen tritt nun auch die Gonadenanlage in die Teilung ein, wie der in Fig. 21 dargestellte Querschnitt zeigt; sie ist seitlich schon stark auseinandergezogen, und zwar sind die zwei Flügel, die an den Seiten des Embryo in die Höhe streben, durch eine schmälere Zellbrücke verbunden. Die ganze Anlage stellt ein schmales Band dar und erstreckt sich nur über drei Schnitte von je 10 μ Dicke; die Verbindungsbrücke ist nur auf dem mittleren Schnitt nachzuweisen. Darunter finden wir die Anlage des Mitteldarmes, die auf einem etwa kreisförmigen Querschnitt radiär angeordnete Zellen zeigt; sie liegt noch tief eingebettet in das Mesoderm, dessen seitliche Flügel verdickt sind. Rechts und links sind die Querschnitte der beiden Äste der großen Antennen zu sehen. Diese haben sich außerordentlich gestreckt; wie die Serie zeigt, sind sie nur wenig kürzer als der Embryo selbst; sie haben also ihre definitive Länge fast schon erreicht. Die äußere Gestaltung macht jetzt überhaupt rasche Fortschritte, wie die folgenden Fig. 22 und 23, die weitere Teilungsstadien der Gonadenanlage darstellen, beweisen. Fig. 22, die einem etwas schräg geführten Querschnitt entspricht, zeigt, wie die Hälften der Gonadenanlage immer mehr an den Seiten des Embryo in die Höhe wandern. Die verbindende Brücke wird immer schmäler, bis sie schließlich (Fig. 23) zerreißt, indem gleichzeitig die beiden Hälften sich abzurunden beginnen und in der Längsachse des Embryo sich strecken.

In den Fig. 22—24 ist an den Seiten des Embryo eine Duplikatur des Epithels zu erkennen, die die in Bildung begriffene Schale darstellt. Diese schiebt sich als Hautfalte von den Seiten des Embryo ventralwärts vor. Da aber in der Höhe, in der der Schnitt der Fig. 24 geführt ist, später sicher die Schale auch im Rücken vollständig vom Abdomen getrennt ist, so ergibt sich, daß sie sich nicht nur durch ein Überwachsen, sondern auch durch ein Unterwachsen des Epithels bildet, ähnlich wie dies für die Bildung der zweiten Antenne angegeben wurde. Der paarige Ursprung der Schale ist dadurch kenntlich, daß sie im hinteren Teile, wo sie nun vollständig vom Abdomen getrennt ist, in zwei Zipfeln endigt, die zwischen sich die Anlage der Spina erkennen lassen.

Ferner findet sich dorsal konstant eine Epithelverdickung, etwa in Höhe der Gonadenanlagen, die auf Fig. 24 nur deshalb nicht zu sehen ist, weil dieser Schnitt etwas tiefer geführt ist. Ich muß annehmen, daß dies die erste Andeutung der Nackendrüse ist, die sich später im schlüpfenden Tier, allerdings etwas näher dem Kopfende, als ein mächtiges Polster von Epithelzellen nachweisen läßt, vgl. auch Textfig. 8.

Fig. 24 nun stellt einen Querschnitt durch das Abdomen eines Embryo dar, der die Teilung der Gonadenanlage vollendet hat. Die Ovarien haben sich abgerundet und in der Längsrichtung bereits etwas gestreckt, wie das Verfolgen der Schnittserie ergibt; sie sind auf zwölf Querschnitten von je 5 μ Dicke nachzuweisen.

Die Kerne haben sich inzwischen noch vergrößert, stets enthalten sie einen großen Nucleolus. Eine mesodermale Hülle besitzt das Ovar noch nicht. — Der Mitteldarm stellt auch jetzt noch einen soliden Strang dar, der sichtlich zu den Dotterzellen auch nicht in die geringste



Textfig. 7.

Frontaler Längsschnitt durch einen schlüpfreifen Embryo, zeigt die Ausdehnung der Ovarien. Vergr. 248.



Textfig. 8.

Sagittaler Längsschnitt durch einen schlüpfreifen Embryo, zeigt die Lage des Darmes. Das Tier ist von drei Häuten umgeben, der (zerrissenen) Dotterhaut, der ersten u. zweiten Larvenhaut. Vergr. 248.

Beziehung tritt; das Mesoderm beginnt ihn zu umwachsen, auch der Anschluß an Stomatodäum und Proctodäum ist nun gefunden. Die Rekonstruktion ergibt, daß die äußere Gliederung bereits bis zur Bildung der Maxillen fortgeschritten ist, auch die ersten Anzeichen einer Anlage der Thoracalgliedmaßen treten auf.

Die Ovarien haben schließlich nur noch eine bedeutende Längsstreckung zu erfahren, um in Größe und Lage vollständig denen des erwachsenen Tieres zu gleichen. Textfig. 7 zeigt ihre Ausdehnung auf

einem frontalen Längsschnitt durch einen fast schlüpfreifen Embryo. Die Grenzen der Keimzellen untereinander sind noch recht undeutlich, auch die Kerne zeigen noch keine Veränderung. Der Schnitt zeigt ferner im Kopfende die Querschnitte der großen Antennenmuskeln (*am*). Der nur zum Teil angeschnittene Darm besitzt nun durchgehend ein, wenn auch enges Lumen, wie namentlich der sagittale Längsschnitt der Textfig. 8 erkennen läßt; er hat sich namentlich im Kopfende von der Ventralseite abgehoben und dem Rücken genähert. An der verbreiterten Stelle, die auf Textfig. 7 zu sehen ist, erfolgt die Bildung der Leberhörnchen. Textfig. 8 zeigt ferner noch die Anlagen der übrigen Organsysteme, der Augen, des Herzens usw., doch würde ein Eingehen auf deren Entstehung im Rahmen dieser Darstellung zu weit führen. Nur auf das Schicksal des Dotters möchte ich noch kurz zu sprechen kommen. Ein großer Teil der Dotterzellen bleibt bis in späte Stadien der Entwicklung noch ungeändert, wie aus den Abbildungen hervorgeht. Kurz vor dem Ausschlüpfen aber findet teilweise eine energischere Verarbeitung statt. Ich habe öfters Embryonen gefunden, in denen ein Teil der Dotterzellen (Textfig. 8) oder alle (Textfig. 7) in voller Dotterresorption begriffen waren, ihr Inneres stellt eine mehr oder weniger homogene Masse dar, in der sich noch einige Dotterkugeln finden. Der gesamte Inhalt färbt sich bald noch gelb mit Pikrinsäure, bald blau mit Hämalaun, er steht also auf dem Übergang von Dotter zu Zellplasma; die Kerne sind ungeändert. Zwischen den großen, zum Teil etwas unregelmäßigen Zellen finden sich manchmal schon Gruppen kleinerer Zellen, siehe Textfig. 7. Ein eigentlicher Fettkörper findet sich auch in den geschlüpften, jungen Tieren noch nicht, seine Stelle wird vielmehr von den meist noch recht ansehnlichen Resten des Dottermaterials eingenommen.

8. Besprechung der Ergebnisse.

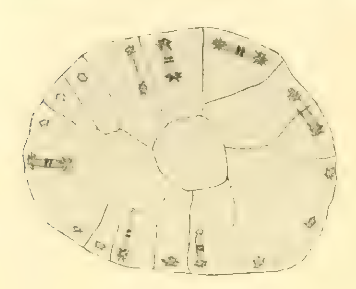
a. Vergleich mit den früheren Angaben über die Entwicklung der Dauereier.

Die Furchungserscheinungen am Dauerei sind bisher nur bei *Moina* untersucht worden; es stehen sich hier, wie ich oben ausführte, die Ansichten von Weismann, Ishikawa und Häcker und andererseits die von Samassa scharf gegenüber. Die erstgenannten treten für eine superficielle, letzterer für eine rein totale Furchung ein. Nun bewegen sich meine Befunde bei *Daphnia* auf einer mittleren Linie, indem die Furchung, die zunächst superficiell beginnt, vom Stadium 16 an totalen Charakter gewinnt. Vielleicht liegen ähnliche Verhältnisse auch bei

Moina vor. SAMASSA hebt nämlich selbst hervor, daß die Zellgrenzen erst vom Stadium 8 an vollkommen deutlich zu erkennen seien. Der Satz: »Im vierzelligen Stadium sind die Zellgrenzen in ihren peripheren Teilen gewöhnlich sehr deutlich, gegen das Centrum hin meist nur mit Schwierigkeiten zu erkennen«, läßt einen Vergleich mit dem von mir geschilderten ersten Auftreten der Zellgrenzen im Stadium 16 als sehr naheliegend erscheinen. Danach hätten wir also anzunehmen, daß bei *Moina* nach zwei intravitellin verlaufenden Teilungen im Stadium 4 die ersten Zellgrenzen auftreten, also zwei Teilungen früher, als bei *Daphnia*. Das wäre insofern verständlich, als ja die Eier dieser Species kleiner sind als die von *Daphnia* und auch weniger Dotter enthalten. Immerhin wird für diese Auffassung die Schwierigkeit bestehen bleiben, daß ein so gewissenhafter Beobachter wie WEISMANN die Zellgrenzen übersehen haben sollte; man wird also einen exakten Beweis speziell für *Moina* abwarten müssen, den SAMASSA insofern nicht geliefert hat, als er keine Abbildungen dieser Stadien veröffentlicht hat. — Man könnte vielleicht annehmen, daß, wie dies ISHIKAWA für *Atyephyra* nachgewiesen hat, die ersten Zellgrenzen nur im Moment der Kernteilung auftreten, um dann wieder unsichtbar zu werden; das ist aber natürlich nur eine Vermutung.

Wenn also die ersten Furchungsvorgänge am Dauerei von *Moina* sich auch durch den Vergleich mit *Daphnia* nicht vollständig haben klären lassen, so gilt das doch nicht mehr für die späteren Stadien. HÄCKERS Untersuchungen, die mit einem Stadium von 64—128 Zellen beginnen, sind ja nicht speziell auf das Studium der Keimblattbildung gerichtet, auch gibt er selbst an, daß in dieser Beziehung sein Material nicht vollständig gewesen sei. Das erklärt die skizzierte Behandlung seiner Abbildungen, deren Deutlichkeit und Verständnis dadurch allerdings oft etwas erschwert ist. Nun hat SAMASSAS kurz gefaßte Skizzierung des späteren Furchungsverlaufs und der Dotterzellbildung eine eingehende Bestätigung bei *Daphnia* gefunden. Es lassen sich aber auch die Abbildungen HÄCKERS ohne Schwierigkeit in demselben Sinne deuten. SAMASSA hat schon darauf hingewiesen, daß die »Dotterpyramiden«, die HÄCKER beschreibt, und die die Dotterkerne umgebenden »Dotterbezirke« eigentlich als Zellen zu bezeichnen sind, da sie ja nicht nur durch eine bestimmte, räumliche Anordnung des Dotters gebildet, sondern rings von deutlichen Zellgrenzen umgeben sind. HÄCKER hat offenbar an *Moina* dasselbe beobachtet, was ich an *Daphnia* nachweisen konnte, deutete es indessen in anderm Sinne, da er die Furchung, mangels sicherer Kenntnis der vorangehenden

Stadien, für eine superficielle halten mußte. Die Dotterpyramiden Häckers (siehe meine Textfig. 9) sind also Furchungszellen, von denen einige im Begriff stehen, ihren centralen, stark dotterhaltigen Abschnitt in einer mitotischen Teilung ins Innere abzuschnüren. Daß nach Häckers Abbildung einige Zellgrenzen frei im Dotter enden, dürfte durch dieselbe Schwierigkeit in der Beobachtung zu erklären sein, die auch für *Daphnia* hervorgehoben wurde. Dafür spricht besonders die eine, nicht von der Peripherie, sondern vom Centrum ausgehende und frei im Dotter endende Zellgrenze, die sonst, in Häckers Auffassung der Furchung als einer superficiellen recht unverständlich wäre. Schwerer zu erklären ist der Centralkörper im Innern. Ich vermute aber, daß dies eine angeschnittene, polare Zelle ist. Ich habe mehrmals auf Schnitten in der Nähe des Eipoles ganz ähnliche Bilder erhalten; nur durch genaues Verfolgen der Schnittserie ist es dann möglich, festzustellen, daß es sich doch um wahre Zellen handelt. Häcker gibt nun aber selbst zu, daß seine Schnittserien recht unvollkommen seien, und so war ihm vielleicht eine solche Prüfung nicht möglich.



Textfig. 9.
Nach Häcker 1894, Fig. 2.

Auch Häckers Abbildungen späterer Stadien lassen sich sehr gut mit Samassas und meiner Auffassung vereinigen. Die »Dotterbezirke« sind identisch mit den von mir ausführlich beschriebenen Dotterzellen; sie erscheinen im Anfang oft polygonal abgeplattet, wie dies auch Häcker (Fig. 1 u. 4) beschreibt. Aber auch die spätere Kugelform scheint er beobachtet zu haben, wenigstens kann ich die kreisförmigen Gebilde, die Häcker in seiner Fig. 8 skizziert hat, nur so deuten. Daß auf vielen andern Abbildungen Häckers die Grenzen der Dotterzellen nicht dargestellt sind, ist nicht weiter wunderbar, da sie sich ja überhaupt der Beobachtung leicht entziehen und Häcker ihnen auch keine besondere Bedeutung zumessen konnte.

Häcker tritt ferner dafür ein, daß die »Dotterkerne« durch successive Teilungen bestimmter »Blastodermkerne« staffelweis ins Innere abgegeben werden. Als Beweis dafür führt er ihre Lagerung in radiären Reihen und ihre spätere Anordnung in confokalen Flächen an; er spricht daher von »Polzellen der Vitellophagen«. Ich habe schon hervorgehoben, daß diese Anschauung sowohl nach Samassas, als nach meinen

Befunden wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Bildung der Dotterzellen erfolgt recht unregelmäßig, sowohl dem Orte, als der Zeit nach, und zwar bei *Moina* wie bei *Daphnia*. Von einer Anordnung in radiären Reihen habe ich nie etwas nachweisen können. Die Anordnung in konfokalen Flächen ist nach SAMASSA durch die dichte Lagerung der kugelförmigen Zellen, deren Mittelpunkte naütrlich stets gleiche Abstände wahren müssen, zu erklären; namentlich in trocken konservierten Eiern ist das auffällig. Ich muß ihm hierin recht geben, da ich selbst bei *Daphnia* oft ganz ähnliche Bilder erhalten habe; so zeigen namentlich die zwei ersten, dem Blastoderm anliegenden Reihen von Dotterzellen öfters eine außerordentlich regelmäßige Lagerung.

Betreffs der späteren Stadien haben sich bei *Daphnia* im allgemeinen keine Abweichungen zu den früheren Darstellungen ergeben. Die Entstehung des unteren Blattes ist am Dauerei von *Moina* noch nicht näher beobachtet, dagegen erfolgt die Bildung des Mitteldarmes, ebenso wie bei *Daphnia*, unabhängig von den Dotterzellen, deren Reste schließlich in mesodermales Gewebe übergehen. Dagegen bestehen Differenzen betreffs der »hinteren Binnenkerngruppe« HÄCKERS. Dieser hat sie, ebenso wie ich selbst, stets in den Dauerstadien vorgefunden, SAMASSA hat sie merkwürdigerweise nie gesehen. Sie nimmt nach HÄCKER bei *Moina* aus zwei Kerngruppen von je vier Kernen, die vom Blastoderm des einen Eipoles aus einwandern, ihren Ursprung. Bei *Daphnia* entsteht eine Zellgruppe, die ich, wie dies ja auch HÄCKER tut, unbedenklich für dieser Binnenkerngruppe homolog angenommen habe, nachweislich in etwas andrer Form aus dem Blastoderm der künftigen Ventralseite. Ich kann eine Erklärung für diese Differenz nicht angeben, möchte aber darauf hinweisen, daß aus HÄCKERS Darstellung sowohl, wie aus seiner Zeichnung nicht zu ersehen ist, ob er die Bildung der zwei Kerngruppen am Pol wirklich beobachtet hat. Diese Zellgruppe ließ sich bei *Daphnia* als die Anlage der Ovarien erweisen. Ich glaube für *Moina* den Rückschluß tun zu dürfen, daß wir es auch hier mit denselben Urkeimzellen zu tun haben. HÄCKER hat auf die Möglichkeit einer solchen Deutung schon hingewiesen, er möchte ihr aber nicht den Vorzug geben. Vielmehr erinnert er an die von SAMASSA für das Sommerei von *Daphnia* beschriebene sogenannte Dotterzellplatte; darauf komme ich im nächsten Abschnitt zurück.

Es hat sich somit nachweisen lassen, daß die Entwicklung der Dauereier von *Moina*, wie von *Daphnia* und andern Cladocerengattungen

in mehreren, wichtigen Punkten von der der Jungferneier abweicht, daß insbesondere die späteren Furchungsstadien und die Bildung der Dotterzellen sich dem superficiellen Furchungstypus nicht mehr einordnen lassen.

b. Vergleich der Entwicklung der Jungfern- und Dauereier.

Samassa (1897) hatte aus seinen Beobachtungen die Konsequenz gezogen und die Furchung der Dauereier als totale bezeichnet, ohne daß aber seine Auffassung, hauptsächlich wohl infolge Fehlens der beweisenden Abbildungen, allgemeine Anerkennung gefunden hätte. So treten, wie ich oben schon angab, Korschelt und Heider in der neuen Auflage ihres Lehrbuches durchaus für eine superficielle Furchung im Sinne Häckers ein. Wenn sie allerdings Samassas Deutung deshalb ablehnen, weil im Innern des gefurchten Eies eine dotterfreie, von Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle fehle, so ist das wohl eine etwas zu enge Auffassung; mit den Cladoceren müßten dann auch eine ganze Reihe andrer Formen, die ebenfalls keine mit Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle zur Ausbildung bringen, aus diesem Furchungstyp ausgeschlossen werden. Ich verstehe auch nicht recht, warum man sich so sehr gegen die Möglichkeit einer totalen Furchung bei den Dauereiern sträubt. Diese ist doch bei den Jungferneiern durchaus nicht selten und auch für andre Crustaceen, z. B. *Eupagurus* und *Macrotoma*, namentlich in Verbindung mit einem superficiellen Furchungsbeginn schon mehrfach nachgewiesen. Der Grund für diese Abneigung kann nur der sein, daß man den Widerstand, den die »träge« Dottermasse einer vollständigen Teilung entgegensetzen sollte, namentlich auf Grund der am dotterreichen Jungfernei gewonnenen Erfahrungen doch etwas überschätzt hat.

Welchen Namen man der Furchung geben will, ist schließlich gleichgültig, auf die Tatsache kommt es an, daß es bei den Dauereiern der Cladoceren trotz des außerordentlichen Dotterreichtums zu einer vollständigen Plasmateilung mit deutlich getrennten Blastomeren kommt, und daß ein centraler Dotterrest nicht nachzuweisen ist.

Nun furchen sich bekanntlich auch die Eier der Branchiopoden (Euphyllopoden) total, wie dies durch Brauer (1892) für *Branchipus* bekannt geworden ist. Vergleicht man entsprechende Stadien von *Branchipus* mit denen von *Daphnia*, so etwa Brauers Fig. 113 mit Fig. 2 der vorliegenden Darstellung, so ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung. Das Ei von *Branchipus* ist ärmer an Dotter als das

von *Daphnia*. Wir können uns aber ohne Schwierigkeit vorstellen, wie durch eine Erhöhung des Dottergehaltes die Blastomeren so vergrößert werden, daß schließlich die Bildung einer Furchungshöhle bis auf geringste Reste unterbleibt. — Wenn wir, wie es jetzt wohl allgemein geschieht, die Cladoceren von branchiopodenähnlichen Vorfahren ableiten, so müssen wir versuchen, die Entwicklungsweise der Jungfern- und Dauereier auf die der Eier der Branchiopoden zurückzuführen. Weismann (1876) kommt zu dem Schluß, daß beide Eiarten wesentliche Abänderungen erlitten haben; die Dauereier namentlich durch die Erhöhung ihres Dottergehaltes, was sich besonders auch darin ausspricht, daß zur Bildung des Eies mehrere Keimgruppen Verwendung finden. Trotz dieser starken Abänderung im Dottergehalt hat also die Furchungsweise selbst keine Änderung erfahren, so daß wir die totale Furchung für ein, trotz größter Hindernisse außerordentlich zäh festgehaltenes, stammesgeschichtliches Merkmal halten müssen. Die Dauereier haben sich, im Gegensatz zu den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, nicht nur in der Befruchtungsbedürftigkeit, sondern auch in der ersten Entwicklung ursprüngliche Verhältnisse bewahrt.

Ferner müssen wir den Schluß ziehen, daß dem Dotter der große Einfluß auf den Furchungscharakter, den er in vielen Fällen ja sicher besitzt, doch nicht immer zukommt.

Andererseits ist im Jungfernei doch wohl die Dottervermehrung für den Verlust der totalen Furchung verantwortlich zu machen, wenn es auch nicht ausgeschlossen ist, daß noch andere Faktoren mitgespielt haben. Der Einfluß des Dotters in Jungfern- und Dauerei wäre dann ein ganz verschiedener gewesen. Das wäre um so eher verständlich, als die beiden Dotterarten offenbar recht verschiedenen Charakter besitzen. Es zeigt sich dies zunächst im morphologischen Aufbau. Der Jungferndotter besteht aus einem Gemenge von Eiweiß- und Fettkugeln von verschiedener Größe, die späterhin zu recht unregelmäßigen großen Dotterschollen zusammentreten können, dagegen zeigt der Dauereidotter stets einen äußerst regelmäßigen Aufbau aus kleinen opaken Kugeln von gleicher Größe; ferner findet sich in vielen Jungferneiern eine centrale, große Fett- oder Ölkugel, die in den Dauereiern stets fehlt. Diesen Verschiedenheiten dürften aber auch chemische Unterschiede entsprechen, die wir allerdings noch gar nicht kennen; sie könnten ein verschiedenes physiologisches Verhalten während der Furchung wohl verständlich machen. — Dieselbe Verschiedenheit des Dotters zeigt sich bekanntlich auch schon im Ovarium bei der

Eibildung, wo ein entstehendes Dauerei namentlich durch seinen charakteristischen Dotter sofort zu erkennen ist. Betreffs des ganzen Vorganges sagt v. SCHARFENBERG (1909): »Die Dauereibildung zeigt im Gegensatz zur Jungferneibildung große Verschiedenheiten, und es gehört mit zu den wunderbarsten Tatsachen, daß ein und dasselbe Ovarium zwei so verschiedenartige Mechanismen auszulösen imstande ist.« —

Dafür, daß Jungfern- und Dauereidotter nicht ohne weiteres zu vergleichen sind, und der Dotterreichtum in beiden Eiarten unabhängig voneinander erworben wurde, scheint mir auch der verschiedene Charakter der beiderseitigen Dotterzellen zu sprechen. Diese zeigen eine Übereinstimmung nur in ihrem späteren Schicksal, indem sie weder zum Mitteldarm in Beziehung treten, noch resorbiert werden. Dagegen ist die Art und Weise ihrer Entstehung sehr verschieden, indem die einen frühzeitig durch multipolare Delamination, die andern spät, erst nach der Bildung des unteren Blattes, aus dessen seitlichen Flügeln entstehen. Das sind Unterschiede, die meiner Ansicht nach eine Homologisierung der Dotterzellen nicht gestatten. Man müßte sonst doch auch versuchen, die eine Entstehungsweise aus der andern abzuleiten. Wir sind wohl kaum berechtigt, ohne weiteres eine so weitgehende Verschiebung innerhalb des Entwicklungsverlaufes, über die Immigration des unteren Blattes hinweg, anzunehmen. Mir erscheint schon eine entsprechende Hypothese, die SAMASSA (1893a) gemacht hat, um den mesodermalen Charakter der Dotterzellen zu erklären, recht gewagt. Er glaubt annehmen zu dürfen, daß zunächst dem bereits differenzierten Mesoderm die Dotterresorption zugefallen sei, daß aber »mit der weiteren Zunahme des Dotterreichtums« — »die Dotterresorption in frühere Stadien« verlegt worden sei. — Ich glaube also den Schluß ziehen zu dürfen, daß die beiden Arten von Dotterzellen Bildungen »sui generis« sind, die unabhängig von einander erworben wurden und nicht homologisiert werden dürfen. Dann würde allerdings die HÄCKERsche Feststellung (1894), daß gewisse Entwicklungsstadien verschoben werden können, ohne daß das Endglied der Reihe verändert wird, hinfällig werden, so weit er die Dotterzellbildung als Beweis heranzieht.

Die vorliegende Art der Dotterzellbildung im Anschluß an eine totale Furchung steht meines Wissens ohne Analogon da. Wir brauchten aber nur anzunehmen, daß aus irgendwelchen Gründen die Bildung von Zellgrenzen unterbleibt, um sofort das typische Bild einer superficiellen Furchung zu erhalten. — In der Tat ist ja auch die Furchung bis jetzt von fast allen Forschern so gedeutet worden. — Diese Annahme

entspricht wohl durchaus der herrschenden Anschauung über die Entstehung der superficiellen Furchung mit ihren charakteristischen Dotterkernen. Die Entwicklung der Dauereier stellt also ein vorzügliches Beispiel dar, an dem sich der Übergang von totaler zu superficieller Furchung gewissermaßen vor unsern Augen vollzieht. Vielleicht ergeben sich hieraus auch neue Momente zu der vielumstrittenen Frage der phylogenetischen Bedeutung der Dotterkerne im Arthropodenei. Es kann hier nicht der Ort sein, näher auf diese Fragen einzugehen, nur auf die Beziehungen, die sich mir zu HEYMONS' Theorie des Entoderms der Insekten zu ergeben scheinen, möchte ich kurz zu sprechen kommen. Ich wies schon einmal (S. 663) darauf hin, daß das von mir beschriebene Stadium 64 durchaus einer, durch totale, adäquale Furchung entstandenen Blastula mit stark reduziertem Blastocöl gleicht. Setzt man nun mit HEYMONS alle Entwicklungsvorgänge homolog, durch die der Keim zweischichtig wird, so folgt darauf in den nächsten Stadien die Bildung eines inneren Keimblattes durch multipolare Delamination; damit ist der Keim zweischichtig geworden, wäre also als Gastrula zu bezeichnen. Die Zellen des inneren Blattes, die die Hauptmasse des Dotters enthalten, teilen sich lebhaft und füllen schließlich die ganze Urdarmhöhle aus. Durch die ihnen zunächst zufallende Aufgabe der Resorption des Dotters sind sie aber so in Anspruch genommen, daß sie nicht in die Bildung des Mitteldarmes eingehen können. Dieser bildet sich vielmehr als eine Neuerwerbung aus dem, an der Ventralseite einwandernden »unteren Blatt«, das gleichzeitig noch Mesoderm liefert. Die Entodermzellen werden aber, nach Beendigung ihrer Funktion als Dotterverarbeiter, nicht vollständig resorbiert, wie in andern Fällen, sondern legen sich dem Ectoderm an, und zwar an Stellen, an denen sich später Mesoderm ausbreitet, sie werden also in dessen Gewebe mit einbezogen.

Ich bin mir vollständig bewußt, welch großen Schwierigkeiten eine solche Deutung begegnen würde; ich glaubte aber doch, auf einen Erklärungsversuch hinweisen zu müssen, der der sicher recht bemerkenswerten Bildungsweise der Dotterzellen einen erhöhten Wert beimißt.

Wir können auch nicht entscheiden, ob die Dotterzellbildung im Dauerei ebenfalls, wie die Furchung, ursprünglichen Charakter aufweist, und nicht vielmehr erst mit wachsendem Dotterreichtum erworben wurde, so lange wir nicht näheres über diese Vorgänge bei den Branchiopoden kennen. Leider erstrecken sich die Untersuchungen BRAUERS nur auf die ersten Stadien und lassen eine Entscheidung dieser Frage nicht zu.

Wenn der Vorgang eine cänogenetische Erwerbung darstellt, und wir anderseits die Furchung als Übergangsstadium von totalem zu superficiellem Typus auffassen, so bliebe nur der Schluß übrig, daß die Dottervermehrung in relativ neuer Zeit erworben wurde. Das wäre deshalb von besonderem Interesse, weil ja die Entstehung der jetzigen Fortpflanzungsweise vielfach in Beziehung zur Eiszeit, also einer geologisch nicht weit zurückliegenden Erdperiode gebracht wird.

Als Blastula hat man bisher meist das Dauerstadium in Anspruch genommen. Auch wenn man die Dotterzellen nicht als inneres Keimblatt gelten läßt, wird man diese Bezeichnung kaum aufrecht erhalten können, in anbetracht der hohen Differenzierung, die sich hat nachweisen lassen. Ein einwandfreies Blastulastadium existiert in der Dauereientwicklung überhaupt nicht, wie das ja auch von andern, dotterreichen Eiern gilt; am ehesten könnte man, wie gesagt, das Stadium 64 als solches bezeichnen; die Entwicklung fügt sich eben überhaupt keinem Schema restlos ein.

In der frühzeitigen Ausbildung der Scheitelplatten stimmen Dauereier und Jungferneier überein. Möglich, daß es sich deshalb, wie Häcker (1894) meint, um ein uraltes Organ handelt, unsern neuen Anschauungen entspricht aber wohl mehr, wenn wir das frühe Auftreten einfach damit erklären, daß es sich um ein Organ handelt, daß im ausgebildeten Tier, hier speziell im Zusammenhang mit dem großen Auge, eine wichtige Rolle spielt und quantitativ stark ausgebildet ist. Der Name »Scheitelplatte« ist vielleicht nicht mehr ganz am Platze; einen direkten Vergleich mit der Scheitelplatte der *Trochophora*, der früher wohl angestrebt worden ist, so von Hatschek und andern, wird man jetzt kaum mehr ziehen wollen; ich glaube aber doch an der gewohnten Bezeichnungsweise festhalten zu sollen. — Meist ist eine paarige, seltener eine einfache Anlage beobachtet worden; wir dürfen das erstere wohl als den ursprünglicheren Modus ansehen.

Auch das frühzeitige Auftreten der Urkeimzellen ist in der Klasse der Crustaceen sowohl, wie im Kreis der Arthropoden nichts seltenes. Meist handelt es sich allerdings nur um eine oder zwei einwandernde Zellen, nicht um eine größere Anzahl. Es liegt hier also eine der bekannten zeitlichen Verschiebungen in der Entwicklung vor; der Zeitpunkt der Einwanderung wird, vielleicht durch Einwirkung des Dotters, verschoben, während der Teilungsrhythmus der Keimzellen im wesentlichen derselbe bleibt.

Wie ich schon mehrmals betont habe, ist es mir trotz besonderer Aufmerksamkeit bisher nicht gelungen, vor der Bildung dieser Urkeim-

zellgruppe irgendwelche Differenzierungen im Blastoderm zu erkennen. Es ist aber doch wohl anzunehmen, daß sie, wenigstens kurz vor der Einwanderung, vorhanden sind, ja man könnte vielleicht, angesichts der sich häufenden Fälle von Keimbahnbestimmung, wenigstens der Vermutung Ausdruck geben, daß auch beim Dauerei ähnliche Verhältnisse vorliegen möchten. Es muß hier nochmals an die, in ihrem Wesen noch immer recht unklare »Paracopulation« erinnert werden, die WEISMANN und ISHIKAWA (1889) am Dauerei von *Moina* beobachtet haben. HÄCKER (1893) hat später die »Copulationszelle« in fertig ausgebildeten Ovarialeiern nicht auffinden können, er glaubt deshalb, daß wir es mit zwei verschiedenen Gebilden zu tun haben und zwar mit einem Dotterkern in jungen Ovarialeiern und einem »als Residuum des Keimbläschens aufzufassenden Metanucleolus« im reifenden Ei. Auch ich habe im Dauerei von *Daphnia magna* während der ersten Teilungen einen kernähnlichen Körper beobachtet, der vielleicht mit der »Copulationszelle« in Beziehung zu setzen ist; in späteren Stadien war es mir nicht möglich, irgend einen Rest dieses Körpers in einer der Furchungszellen nachzuweisen. Die neuesten Befunde KÜHNS (1911) lassen es wenigstens möglich erscheinen, daß der sogenannten Copulationszelle doch noch eine andre Bedeutung zukommt. Auch hier sind erneute, ausgedehnte Untersuchungen sehr zu wünschen. Sollte sich eine determinierte Entwicklung auch für die Dauereier nachweisen lassen, so würde auch die Frage der Entscheidung näher gerückt werden, ob die determinierte Entwicklung der Jungferneier von *Moina* und *Polyphemus* wirklich neu erworben wurde, oder nicht vielmehr mit dem Verlust des Dotters nur wieder sichtbar geworden ist, nachdem sie vorher durch den Dotterreichtum einfach verdeckt, latent geblieben war. —

Das weitere Schicksal der Keimzellen im Dauerei läßt sich durchaus mit GROBBENS Angaben für das Jungfernei von *Moina* vereinigen; Gestalt und Lage der Zellgruppen, auch der Zeitpunkt der Querteilung, stimmen gut überein. In Zusammenhang mit den Angaben LEPECHKINES und KÜHNS läßt das keinen Zweifel mehr zu, daß die GROBBENsche Beobachtung der Urkeimzellen vollständig zu recht besteht. Der Vorwurf SAMASSAS, daß GROBBEN vergrößerte Zellen aus der »Keimzone« für Urkeimzellen gehalten habe, dürfte somit in der Umkehrung auf SAMASSA selbst zurückfallen. Daß eine solche Verwechselung immerhin möglich ist, läßt ein Vergleich meiner Fig. 15—17 erkennen; die Zellen der »Keimzone« (Fig. 17) haben in der Tat eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Gonadenanlage (Fig. 15 u. 16).

SAMASSA hat im Jungfernei von *Daphnia* eine dem unteren Blatt aufliegende Zellplatte beobachtet, die, wie er meint, aus dem unteren Blatte hervorgegangen sein soll und die Hauptmenge der Dotterzellen liefern soll, und die er deshalb Dotterzellplatte nennt. Ich kann seine Beweisführung in dieser Hinsicht nicht für zwingend halten, wohl aber finde ich eine außerordentliche Ähnlichkeit dieser Zellgruppe in Lage und Form mit der Gonadenanlage im Dauerei. Daß diese Ähnlichkeit nicht nur eine äußerliche ist, ist vorläufig nur eine Vermutung meinerseits. — Übrigens hat auch HÄCKER schon in einer Fußnote auf diese Ähnlichkeit hingewiesen, er ist allerdings geneigt, umgekehrt den Schluß zu ziehen, daß seine »hintere Binnenkerngruppe« ebenfalls einen »besonderen Bildungsherd von Dotterzellen« darstelle.

Die Bildungsweise des unteren Blattes im Dauerei läßt sich durchaus in Parallele setzen mit derjenigen des Jungferneies, wie überhaupt zahlreicher Arthropodeneier. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß der Vorgang in all diesen Fällen vom Dotterreichtum gleichsinnig beeinflußt worden ist.

Überblicken wir noch einmal im Zusammenhang die Vergleichspunkte, so ergibt sich, daß Dauer- wie Jungferneier durch die Dotteranreicherung starke Veränderungen in der Entwicklung erfahren haben, was sich namentlich in der Bildungsweise des unteren Blattes zeigt; der Einfluß ist aber im Dauerei nicht so stark gewesen, daß er zum völligen Verlust der totalen Furchung geführt hätte. In der Dotterzellbildung, wie in dem Verhalten der Keimzellen zeigen die beiden Eiarten außerordentliche Unterschiede. Unsre Kenntnis der Entwicklungsvorgänge ist zwar immer noch nicht gesichert genug, um eine restlose Klärung zu ermöglichen; es erscheint aber nicht ausgeschlossen, daß sich einst Beziehungen zwischen Dauereiern und determiniert sich entwickelnden Jungferneiern ergeben werden.

II. Biologischer Teil.

Daß im Laufe meiner Untersuchungen biologische Fragen immer mehr in den Hintergrund traten, lag zum Teil auch an den unbefriedigenden Resultaten, die ich namentlich bezüglich der Entwicklungserregung des ruhenden Eies erhielt. Einige dieser Experimente und Beobachtungen, und die Schlußfolgerungen, die sich zum Teil daraus ziehen lassen, will ich im folgenden kurz anführen.

Die Dauereier der Cladoceren durchlaufen die ersten Furchungsstadien stets noch am mütterlichen Tier, unmittelbar im Anschluß an die Befruchtung, was schon WEISMANN (1876—79) ausdrücklich fest-

stellt. Er glaubte, daß die Eier auf dem Blastulastadium in die Ruheperiode einträten. Wie im ersten Teil der vorliegenden Untersuchung gezeigt wurde, stellt aber das sogenannte Dauerstadium bereits eine mehrschichtige Keimblase dar, die die Urkeimzellen als getrennte Zellgruppe und die Scheitelplatten wenigstens als Differenzierungen des Blastoderms enthält. Man wird dies Stadium kaum noch als Blastula bezeichnen können.

Schon Häcker weist auf die biologische Bedeutung dieser hohen Differenzierung hin, besonders der frühzeitigen Bildung der Dotterzellen. Es ist durchaus zu verstehen, daß mit dem Eintreten günstiger Bedingungen die fernere Entwicklung zum schlüpfreifen Embryo um so schneller durchlaufen wird, je höher die Entwicklungsstufe ist, auf der der Keim die Trocken- und Kältestarre übersteht. Daß diese Beschleunigung gerade für Organismen wie die Cladoceren von höchster Bedeutung ist, denen oft nur für kurze Zeit günstige Lebensbedingungen zur Verfügung stehen, liegt auf der Hand. Diese Erklärung scheint allerdings zunächst nur für Tümpelbewohner und nicht für Seenbewohner, wie etwa *Hyalodaphnia* zu passen. Indessen liegen auch hier ähnliche Verhältnisse vor. Wie Wesenberg-Lund 1909 beschrieben hat, werden die im Herbst ans Ufer getriebenen Dauereier im zeitigen Frühjahr im wärmeren Uferwasser förmlich ausgebrütet, während die Seeoberfläche noch festgefroren ist. Auch für diese Arten ist es also von größter Bedeutung, daß ein paar warme Tage zum Ausbrüten bereits genügen.

Mehrere Beobachtungen kann ich dafür anführen, daß das Dauerstadium die letzte Entwicklungsstufe darstellt, auf der das Ei ein Eintrocknen gerade noch ohne Schädigung überstehen kann. Ich habe mehrmals Versuche ähnlich dem folgenden anstellen können. Eine größere Zahl überwinterter Ephippien von *Hyalodaphnia*, die seit 5 Tagen sich in warmem Wasser befanden und sicher alle Entwicklungsstufen vom Dauerstadium bis zum schlüpfreifen Embryo enthielten, wurden abgeschöpft und bei etwa 10° 5 Tage lang trocken aufbewahrt. Danach wurde das Material von neuem angesetzt. Nach mehreren Stunden ergab die nähere Untersuchung, daß etwa 50% der Eier, die während des ganzen Versuches auf dem Dauerstadium verblieben waren, intakt waren; alle weiter entwickelten aber hatten das erneute Austrocknen nicht ertragen, sie waren sämtlich tot.

Die ersten Entwicklungsstadien werden sehr schnell durchlaufen, insofern von dem Übertritt des Eies bis zu dessen Ablage im Höchstfall zwei Tage vergehen. Dann aber tritt stets eine auffallende Verlang-

samung ein. Die Entwicklung ruht allerdings nicht ganz, wie ich oben nachgewiesen habe, — abgesehen natürlich, wenn das Ei hart gefroren oder vollständig getrocknet ist —, stets aber ist sie so außerordentlich verzögert und so unmerklich, daß es durchaus gerechtfertigt erscheint, von einem Dauerstadium zu sprechen.

Ein Stillstand in der äußeren Entwicklung muß selbstverständlich eintreten, wenn die Eier dem Einfrieren oder Eintrocknen ausgesetzt werden. Er tritt aber nach unsern Erfahrungen auch ein, wenn die Eier nach der Ablage dauernd unter möglichst günstigen Bedingungen, also in sauerstoffreichem Wasser von etwa 15° C gehalten werden.

Weismann (1876—79) hat durch Versuche das »Minimum der Latenzperiode« bei *Daphnia pulex* zu 18 Tagen, bei *Moina* zu 10 Tagen bestimmt.

Ich selbst habe mehrmals Ephippienmaterial von *Hyalodaphnia* über 4 Wochen dauernd im warmen Wasser gehalten, ohne daß eines der Tiere geschlüpft wäre. Erst in der 5. Woche schlüpfte dann ein kleiner Prozentsatz. Leider war ich niemals ganz sicher, ob das Material gleichaltrig war und vor allem, ob es nicht schon einmal, sei es am Ufer, sei es während des Transportes, auf kurze Zeit getrocknet oder gefroren gewesen war, so daß ich nicht mit Bestimmtheit angeben kann, ob die Eier von *Hyalodaphnia* sich überhaupt spontan entwickeln können. Doch hat dies — nach persönlicher Mitteilung — Herr Professor Woltereck nachweisen können. Jedenfalls ist also das »Minimum der Latenzperiode« für *Hyalodaphnia* recht hoch, während es für *Daphnia magna* — nach persönlicher Mitteilung Dr. v. Scharfenbergs — außerordentlich niedrig ist. Die einzelnen Species zeigen also Verschiedenheiten, die in einer gewissen Beziehung zum Aufenthaltsort des Tieres — ob Seen- oder Tümpelbewohner — zu stehen scheinen. Für die Mehrzahl der Eier ist die Latenzperiode viel größer, es schlüpft nämlich, auch bei *Moina* und *Daphnia pulex*, nur ein kleiner Teil — etwa 2% — nach der angegebenen Zeit, »die Dauer der Latenzperiode ist also bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen« (Weismann).

Der ganzen Erscheinung müssen wohl innere Ursachen zugrunde liegen. Um diese kennen zu lernen, wird man die äußeren Bedingungen ändern, also Versuche über Entwicklungserregung im ruhenden Dauerei anstellen müssen. Weismann, der auch in dieser Hinsicht Versuche gemacht hat, formuliert seine Ergebnisse so, daß die Latenzperiode abgekürzt werden kann »durch vollständiges Austrocknen der Eier« und durch »Einfrieren der Eier mit nachfolgender Temperatursteigerung

auf 10—17°.« Auch ich stellte entsprechende Versuche an, deren ich einige anführe.

Zunächst konnte ich in Übereinstimmung mit WEISMANN nachweisen, daß ein auch nur kurzes Einfrieren die Latenzperiode sofort beendigen kann. Eine Anzahl gleichalteriger Ephippien von *Daphnia pulex* vom 20. Oktober wurden bis zum 23. Oktober in Wasser von 10° aufbewahrt, sie froren am 24. auf 24 Stunden im Eisblock ein. Am 25. Oktober wurden die Eier in warmem Wasser von 17° angesetzt, am 30. schlüpften etwa 2%. Da die Entwicklung 5 Tage beansprucht, hatte sie sofort mit dem Ansetzen begonnen.

Von demselben Material, daß also einmal 24 Stunden fest gefroren war, setzte ich einzelne Teile verschiedenen Bedingungen aus:

Teil	Bedingung	angesetzt	geschlüpft	Anzahl
A	Im Freien, 3mal 12^h gefroren	am 2. Nov.	am 6. Nov.	2%
B	Getrocknet, im Zimmer	» » »	» » »	2%
C	Dauernd in Wasser von 4°	» » »	» » »	2%

Entsprechende Resultate erhielt ich mit Dauereiern von *Hyalodaphnia*. Die Prozentzahl der entwicklungsfähigen Eier ist also nach mehrmaligem Einfrieren und längerem Trocknen nicht größer als nach einmaligem Einfrieren. Ich variierte die Versuche mehrfach, indem ich die Eier getrocknet der Kälte aussetzte usw., ohne wesentliche Unterschiede im Resultat zu erhalten.

Dagegen wächst die Zahl der entwicklungsfähigen Eier, je länger das Material der Trocken- oder Kältestarre ausgesetzt ist. So entwickelten sich von dem vorerwähnten Material von *Daphnia pulex* am 15. Januar 10% nach 5 Tagen, am 11. März 20% nach 4 Tagen. Wurde das Material dauernd in kühlem Wasser gehalten, so schlüpften immer ab und zu ein paar Tiere aus, etwa aller 4 Tage eines. Eine mikroskopische Untersuchung ergab am 7. März: 80% Dauerstadien, 4% mitten in der Entwicklung, 1% kurz vor dem Schlüpfen, 15% tot. Auch aus den Dauereiern von *Hyalodaphnia* entwickelte sich nach längerem Lagern ein immer größerer Prozentsatz. Es sei gestattet, hier auf analoge Ergebnisse hinzuweisen, die BRAEM (1890) an den Statoblasten von Bryozoen erzielt hat, wo sich ebenfalls eine Abhängigkeit der Reifung von Temperatur und Zeit feststellen ließ.

Ich hebe ausdrücklich hervor, daß meine Beobachtungen viel zu unvollständig sind, um die Ableitung eines Gesetzes oder einer Regel

zu gestatten. Immerhin liegt die Annahme[1] nahe, daß wir es im Mechanismus dieser Entwicklungserregung mit einem zeitlichen Vorgang zu tun haben, der in den Dauereiern mit einer gewissen Geschwindigkeit abläuft, die allerdings nicht in allen Eiern denselben Maximalwert erreicht. Diese Geschwindigkeit kann sekundär durch äußere Einwirkungen, wie Auftauen, Anfeuchten oder Erwärmen beschleunigt werden. — WOLTERECK (1911) hat in letzter Zeit an demselben Objekt versucht, ähnliche Erscheinungen, namentlich gewisse Lebensvorgänge cyclischer Art durch chemische, innerhalb einer gewissen Zeit ablaufende Prozesse zu erklären. So verwendet er diese »Reaktionszeiten« unter anderem zur Erklärung der Beobachtung, daß aus überständigen Dauereiern Weibchen mit starkveränderter sexueller Tendenz — verfrühter Bisexualität — hervorgehen; dasselbe Resultat ergibt sich durch Warmhalten der Ephippien schon viel früher.

Beide Erscheinungen, die allmähliche Veränderung der Sexualtendenz im ruhenden Dauerei sowohl als die experimentelle Beeinflussung dieser Tendenz, werden vielleicht dadurch etwas verständlicher, daß, wie ich nachwies, im Dauerei bereits die differenzierten Urkeimzellen enthalten sind. Die Beeinflussung der Urkeimzellen könnte etwa in Parallelle gesetzt werden mit den Resultaten experimenteller Untersuchungen an Insekten von STANDFUSS, FISCHER, TOWER u. a., die durch äußere Einwirkung auf die Keimzellen eine Nachwirkung im Farbkleide der folgenden Generationen erzielten; es würde also auch hier eine Art nachwirkender Beeinflussung oder Präinduktion vorliegen.

Aus den von mir angeführten Versuchen, wie aus allen meinen sonstigen Beobachtungen geht eines mit unbedingter Sicherheit hervor, daß sich die Eier einer Population bezüglich der Entwicklungserregung individuell außerordentlich verschieden verhalten. Auch unter günstigen Bedingungen läßt sich stets nur ein gewisser Bruchteil der angesetzten Eier zur Entwicklung anregen. Dieser Prozentsatz ist anfangs sehr niedrig, er nimmt allerdings zu, je länger die Ruheperiode anhält; noch nach 8 Monaten aber entwickelten sich aus getrocknetem Material von *Daphnia pulex* nur 70%, 20% waren abgestorben und 10% verblieben, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, ungeändert auf dem Dauerstadium. Noch geringer waren diese Zahlen, wenn die Eier dauernd im kalten Wasser gehalten wurden, wie das oben erwähnte und am 7. März untersuchte Material von *Daphnia*

[1] Ich wiederhole das Folgende zum Teil aus der im Biologischen Centralblatt erschienenen Mitteilung.

pulex; von diesem schlüpften am 11. März, 5 Tage nach dem Ansetzen, nur 40%.

An Frederiksborger Material von *Hyalodaphnia* habe ich einmal die Beobachtung gemacht, daß während des ersten Monates nach dem Sammeln der Ephippien eine Entwicklungserregung durch Einfrieren oder Eintrocknen überhaupt nicht möglich war; später nahm aber die Anzahl der entwicklungsfähigen Eier schneller zu als bei *Daphnia pulex*, so entwickelten sich nach 2 Monaten schon mindestens 50%, nach 3 Monaten 70% der angesetzten Eier. — Wir müssen also den Schluß ziehen, daß wie das Minimum der Latenzperiode, so auch deren Beendigung durch äußere Einflüsse großen individuellen Schwankungen unterworfen ist. Stellt die Entwicklungserregung wirklich einen mit einer gewissen Geschwindigkeit ablaufenden, zeitlichen Vorgang dar, so würde sich dies Ergebnis so aussprechen, daß die Beschleunigung, die dieser Prozeß erfahren kann, für die einzelnen Eier sehr verschieden ist. Es ist ohne weiteres klar, daß auch diese Tatsache eine gewisse biologische Bedeutung besitzt. Es wird für die Erhaltung einer Population von großem Vorteil sein, wenn unter günstigen Bedingungen sich zunächst nur ein Teil der ruhenden Dauereier entwickelt, während der andre Teil zur Verfügung bleibt, falls die Bedingungen nach kürzerer Zeit wieder ungünstig werden.

Ich kann für *Daphnia* das Abheben der Dotterhaut nicht als erstes Kennzeichen des Beginnes der Weiterentwicklung gelten lassen, wie das Häcker für *Moina* tut. Dies Abheben erfolgt allerdings, wenn man getrocknete Eier mit Wasser übergießt, ohne daß aber nun auch in allen Eiern die Weiterentwicklung beginnt. Anderseits setzt diese bei Eiern ein, die man aus kaltem in warmes Wasser bringt, ohne daß ein deutliches Abheben der Dotterhaut erfolgt.

Diese Dotterhaut ist die erste der drei während der Entwicklung gebildeten Häute. Sie entsteht in den ersten Furchungsstadien, der Eiperipherie im Anfang dicht anliegend (Fig. 1). Zunächst setzt sie dem Eindringen von Lösungen noch keinen nennenswerten Widerstand entgegen, undurchlässig wird sie erst mit der Ausbildung eines einheitlichen Blastoderms, siehe Fig. 6. Diesen Zeitpunkt konnte ich aus den nun beginnenden, technischen Schwierigkeiten mit großer Genauigkeit bestimmen, auch wird die Dotterhaut jetzt so spröde, daß sie unter dem Messer des Mikrotoms stets springt, wie Fig. 6, 9, 11 u. a. erkennen lassen. Die Undurchlässigkeit der Dotterhaut setzt also in dem Momente ein, wo sie eine biologische Bedeutung für das Ei gewinnt, das jetzt kurz vor dem Dauerstadium steht. Erst nach

der Bildung des unteren Blattes, aber noch bevor die zweiten Antennen angelegt werden, wird innerhalb der ersten eine zweite Haut abgeschieden, Fig. 18—25. Endlich wird kurz vor dem Ausschlüpfen eine dritte Haut gebildet, die sich nun schon bis in die ectodermalen Teile des Darmes, in Vorder- und Enddarm verfolgen läßt, wie Textfig. 8 zeigt. Man könnte diese beiden Häute im Gegensatz zur Dotterhaut als Larvenhäute bezeichnen, wiewohl eigentliche Larvenstadien sich nicht mit Sicherheit festlegen lassen.



Textfig. 10.
Embryo von *Daphnia pulex* in der ersten Larvenhaut. Länge 550 μ.

Die erste Larvenhaut gewinnt für den Vorgang des Schlüpfens eine große Bedeutung; sie dehnt sich immer mehr aus, offenbar durch Wasseraufnahme, sprengt die Dotterhaut und öffnet schließlich durch den Druck die Schalenhälften des Ephippiums, so daß das Ei herausrutscht. Wesenberg-Lund (1909) schildert diesen Vorgang bei *Hyalodaphnia*. Danach treibt das Ei nach dem Schlüpfen eine Zeitlang an der Oberfläche des Wassers, und der stark aufgetriebenen Membran sitzen zwei hyaline, schwach gefaltete Kalotten auf, wie auch Wesenberg-Lunds Fig. 3 erkennen läßt. Auch bei *Daphnia pulex* vollzieht sich der Vorgang nach meiner Beobachtung in ganz entsprechender Weise, indem das frei flottierende Stadium in der stark aufgeblähten ersten Larvenhaut wiederkehrt (siehe nebenstehende Textfig. 10). Die hyalinen Kappen sind die Hälften der durch die erste Larvenhaut gesprengten Dotterhaut, die stets in einem äquatorialen Riß aufspringt. Es ließ sich nachweisen, daß dieser Riß schon geraume Zeit vor dem Schlüpfen als feine Naht vorgebildet ist, ja einige Male habe ich ihn sogar schon am ruhenden Dauerstadium von *Daphnia pulex*, wie von *Hyalodaphnia* nachweisen können. Nebenstehende Textfig. 11 stellt ein solches Ei von *Daphnia pulex* dar.



Textfig. 11.
Dauerstadium von *Daphnia pulex*, in der Dotterhaut. Länge 350 μ.

Die Beobachtung, daß die Dotterhaut äquatorial aufspringt und ihre Hälften dann haubenförmig der ersten Larvenhaut aufsitzen, ist übrigens auch schon in einer offenbar halb vergessenen Mitteilung von Spangenberg (1876) enthalten. Dieser hebt auch hervor, daß öfters

die Eier nur eine Kappe tragen, weil die zweite von den sich wieder schließenden Schalen des Ephippiums abgestreift wird. Ich kann diese Beobachtung bestätigen.

Der Vorgang des Schlüpfens scheint also ein rein passiver zu sein, bedingt einfach durch das Aufblähen der ersten Larvenhaut. Es steht das im Gegensatz zu den Angaben Häckers, der bei *Moina* aktive Anstrengungen des schlüpfenden Tieres beobachtete, offenbar aber keine besondere Ausbildung der Häute bemerken konnte. — Die Annahme liegt nahe, daß der Grund für das Auftreiben der Larvenhaut einfach in osmotischen Vorgängen zu suchen ist. Solche hat auch Häcker (1894) schon herangezogen zur Erklärung des Abhebens der Dotterhaut im Beginn der Weiterentwicklung. Wenn er aber als osmotisch wirksame Stoffe Abbauprodukte der Eiweißstoffe und speziell die im Wasser stark quellenden Mucine in Anspruch nimmt, so dürfte diese Erklärung in unserm Falle nicht zutreffen; die jungen Tiere schwimmen nämlich so lebhaft in ihrer Larvenhaut umher, daß der Flüssigkeitsinhalt keine wesentlich größere Dichte besitzen kann, als Wasser.



Textfig. 12.
Ephippium von *Daphnia pulex*, mit zwei schlüpfenden Embryonen. Länge 635 μ.

Wie auch Wesenberg-Lund hervorhebt, dehnt sich die erste Larvenhaut noch nach dem Schlüpfen so stark aus, daß sie schließlich, wenigstens bei *Hyalodaphnia*, an Größe das ganze Ephippium übertrifft; die Größenverhältnisse im Moment des Schlüpfens sind aus nebenstehender Textfig. 12 zu ersehen, die ein Ephippium von *Daphnia pulex* darstellt.

Sie läßt gleichzeitig noch erkennen, daß die Tiere teils mit dem Kopfende, teils mit dem Schwanzende voran das Ephippium verlassen. Das ist nicht damit zu erklären, daß etwa das eine Tier in der aufgetriebenen Larvenhaut sich umgedreht hat, was ja durchaus möglich wäre; ich habe vielmehr vielfach auch Ephippien auf jüngeren Entwicklungsstadien präpariert, in denen die Eier, deren Kopfpol bereits an dem sich ablagernden Augenpigment zu erkennen war, ebenfalls

entgegengesetzte Lagerung zeigen. Auch diese Beobachtung an *Daphnia pulex* steht im Gegensatz zu den Angaben Häckers für *Moina*, der stets das Kopfende des Embryos der Schalenöffnung des Ephippiums zugekehrt fand.

Zusammenfassung.

In der Entwicklung der Dauereier der Cladoceren treten nach höchstens vier intravitellin verlaufenden Teilungen Zellgrenzen auf, die eine totale Durchfurchung des Eies einleiten. Diese ist im Stadium 32 vollendet, der Dotter ist vollständig in die pyramidenförmigen Furchungszellen aufgeteilt, die im Centrum des Eies zusammenstoßen; das Ei gleicht jetzt durchaus einer durch totale Furchung entstandenen äqualen Blastula mit stark reduziertem Blastocöl.

Im weiteren Entwicklungsverlauf erfolgt die Bildung der centralen Dotterzellen durch multipolare Delamination der Furchungszellen. Die kugeligen Dotterzellen füllen später dicht gedrängt das Eiinnere, das von einem zunächst ebenfalls noch stark dotterhaltigen Blastoderm umgeben ist.

Während dieses mehr und mehr Epithelcharakter annimmt, wandert an einer eng begrenzten Stelle der künftigen Ventralseite eine größere Zahl von Zellen ein, deren Schicksal sich später bis zum Übergang in die Ovarien verfolgen läßt; sie legen sich zunächst als einheitliche Gonadenanlage der Ventralwand des Blastoderms von innen an.

Kurz bevor das Dauerstadium erreicht wird, legen sich auch am Vorderende die Scheitelplatten als paarige Verdickungen des Blastoderms an. Das Dauerstadium stellt also einen mehrschichtigen Keim dar, der die gesonderten Urkeimzellen und die Anlage der Sinneszellen enthält.

Nach der Ruhezeit erfolgt in bekannter Weise durch polare Immigration an der Ventralseite die Bildung des unteren Blattes, aus dessen Mittelstreif sich später der Darm differenziert, während die seitlichen Flügel Mesoderm liefern. Die Dotterzellen gehen in die Bildung des Mitteldarms nicht mit ein, sondern werden in mesodermales Gewebe einbezogen.

Während des Beginnes der äußeren Gliederung des Embryo teilt sich die Gonadenanlage, die Hälften rücken an den Seiten in die Höhe und liefern durch Längsstreckung die Ovarien.

Die Entwicklung des Dauereies ist während der Ruheperiode außerordentlich verlangsamt, ruht aber nicht vollständig, so lange das Ei nicht fest gefroren oder getrocknet ist.

Die weitere Entwicklung kann angeregt werden durch vollständiges Austrocknen (WEISMANN), durch Einfrieren, oder durch längeren Aufenthalt in kaltem Wasser und nachträgliches Überführen in wärmeres Wasser, allerdings nur in einem kleinen Prozentsatz der Eier. Dieser wird durch wiederholtes Einfrieren nicht erhöht. Dagegen steigt die Zahl der schlüpfenden Tiere mit der Dauer der Frost- und Trockenperiode. Die Beendigung der Ruheperiode durch äußere Einflüsse ist also großen individuellen Schwankungen unterworfen, die Reizbarkeit der Eier ist verschieden.

Vielleicht ist die Annahme nicht ohne jede Berechtigung, daß der Mechanismus der Entwicklungserregung einen zeitlichen Vorgang darstellt, der in den Dauereiern mit einer bestimmten Geschwindigkeit abläuft, die durch äußere Einflüsse, wie Einfrieren, Austrocknen und Kühlhalten, beschleunigt werden kann. Zu erklären wären aber dann namentlich die großen individuellen Verschiedenheiten. Vielleicht lassen sich diese auf die verschieden reiche Ausstattung der Eier mit Dottermaterial zurückführen, die sich ja auch äußerlich schon in den außerordentlichen Größenunterschieden ausprägt.

Leipzig, Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

1876. SPANGENBERG, Über Bau und Entwicklung der Daphniden. Göttinger Nachr. 1876. S. 517.

1876—79. WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Sieben Abhandlungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII—XXXIII.

1879. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. aus dem Zool. Institut d. Univ. Wien. Bd. II.

1888. WEISMANN und ISHIKAWA, Über die Bildung von Richtungskörpern bei tierischen Eiern. Freiburger Berichte. Bd. III.

1889. — Über die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrbücher, Abteilg. f. Anat. und Ontog. Bd. IV.

1890. F. BRAEM, Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibliotheca Zoologica. Bd. II. Hft. 6.

1891. LEBEDINSKI, Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Zool. Anz. Bd. XIV.

1893. A. BRAUER, Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Anhg. zu den Abh. d. K. Pr. Akad. der Wiss. zu Berlin.

1893. C. GROBBEN, Einige Bemerkungen zu Dr. P. SAMASSAS Publikation über die Entwicklung von Moina rect. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLII.

1893. V. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLII.

1893a. P. Samassa, Keimblätterbildung bei den Cladoceren I und II. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI.

1893b. — Die Keimblätterbildung bei Moina. Zool. Anz. Bd. XVI.

1894. V. Häcker, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. d. naturf. Ges., Freiburg i./B. Bd. VIII.

1897. P. Samassa, Die Furchung der Wintereier der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. XX.

1900. W. Lepechkine, Bemerkungen über die Richtungskörper und den Dotterkern in dem in Entwicklung begriffenen Ei von Moina rect. Nachr. K. Ges. Naturw. Tom. XCVIII. (Referat v. Adelung im Zool. Centralblatt 7.)

1900. M. Samter, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

1902—05. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Allgemeiner Teil.

1908. W. E. Agar, Note on the early development of a Cladoceran (Holop. gibb.). Zool. Anz. Bd. XXXIII.

1909. Morgan, Experimentelle Zoologie.

1909. U. von Scharfenberg, Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Biol. Supplement 2 zu Bd. III.

1909. R. Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. der deutschen Zool.-Ges.

1911. A. Kühn, Über determinierte Entwicklung bei Cladoceren. Zool. Anz. Bd. XXXVIII.

1911. R. Woltereck, Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. IV.

1912. C. Vollmer, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren. Biolog. Centralblatt Bd. XXXII. Nr. 2.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärungen:

aII, zweite Antenne;
abd, Abdomen;
am, Antennenmuskel;
au, Auge;
blz, Blastozone (Stelle der Einwanderung des unteren Blattes);
dh, Dotterhaut;
dz, Dotterzelle;
dzu, durch Resorption umgewandelte Dotterzelle;
ed, Enddarm;
fh, Furchungshöhle;
$g_{1, 2, 3}$, Zellgrenzen;
ga, Gonadenanlage;
h, Herz;
$k_{1, 2, 3}$, Kerne;
lhI, erste Larvenhaut;
lhII, zweite Larvenhaut;
md, Mitteldarm;
na, Nackenorgan;

ov, Ovarium;
ro, Rostrum;
sha, Schalenanlage;
sh, Schale;
sp, Scheitelplatten (Anlage des Oberschlundganglions);
spi, Spina;
ub, unteres Blatt;
vd, Vorderdarm.

Die Fig. 1—7 und Textfig. 1 stellen Schnitte durch Eier von *Daphnia magna* dar, alle folgenden Tafel- und Textfiguren beziehen sich auf Eier von *Daphnia pulex*.

Tafel XXX.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Stadium 16, Einleitung der totalen Furchung. Vergr. 248.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Stadium 64—128, die totale Durchfurchung ist vollendet. Vergr. 248.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein Stadium 64—128. Vergr. 120.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei in Dotterzellbildung. Vergr. 248.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Ei, das die Dotterzellbildung vollendet hat. Vergr. 248.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes durch ein Ei, in dem die Einwanderung der Urkeimzellen beginnt, das Blastoderm nimmt mehr und mehr Epithelcharakter an, die Dotterhaut wird spröde. Vergr. 313.

Fig. 7. Teil eines Querschnittes durch ein nur wenig älteres Stadium, die Einwanderung ist etwas fortgeschritten. Vergr. 248.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei von *Daphnia pulex*, frühes Stadium der Gonadenanlage. Vergr. 248.

Fig. 9. Dasselbe, etwas älteres Stadium. Vergr. 248.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein jüngeres Dauerstadium mit den Scheitelplatten. Vergr. 248.

Fig. 11. Späterer Schnitt derselben Serie, mit der Gonadenanlage. Vergrößerung 248.

Fig. 12. Längsschnitt durch ein Dauerstadium, frontal, mit Scheitelplatten und resorbierenden Dotterzellen. Vergr. 248.

Tafel XXXI.

Fig. 13. Histologisches Detail aus der Serie der Fig. 12, resorbierende Dotterzellen. Vergr. 327.

Fig. 14. Querschnitt aus einer Serie, die die Einwanderung des unteren Blattes zeigt. Beginn der Blastozone. Vergr. 313.

Fig. 15. Späterer Schnitt derselben Serie. Hinteres Drittel der Blastozone, Beginn der Gonadenanlage. Vergr. 327.

Fig. 16. Späterer Schnitt derselben Serie. Unteres Blatt aus einem erhöhten Mittelteil und zwei niedrigen Seitenflügeln bestehend. Gonadenanlage. Vergr. 313.

Fig. 17. Späterer Schnitt derselben Serie. Unteres Blatt einheitlich. »Keimzone« SAMASSAS. Vergr. 313.

Fig. 18. Querschnitt aus einer Serie, die die Bildung der zweiten Antennen zeigt. Region der Scheitelplatten. Vergr. 248.

Fig. 19. Späterer Schnitt derselben Serie, etwas schräg. Anlage der zweiten Antennen. Vergr. 248.

Fig. 20. Späterer Schnitt derselben Serie. Gonadenanlage in Vorbereitung zur Teilung. Vergr. 248. (Die Figur ist versehentlich um 180° gedreht.)

Fig. 21. Querschnitt durch ein späteres Stadium. Beginn der Teilung der Gonadenanlage. Ectoderm und unteres Blatt (Mitteldarm und Mesoderm) ebenso wie in den folgenden Fig. 22 und 23, leicht schematisiert. Vergr. 248.

Fig. 22. Querschnitt. Gonadenanlage in Teilung. Beginn der Schalenbildung. Vergr. 248.

Fig. 23. Dasselbe, älteres Stadium. Vergr. 248.

Fig. 24. Querschnitt durch ein späteres Stadium, die Teilung der Gonadenanlage ist vollendet. Vergr. 248.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen-Chromatophoren[1]

Von

Dr. **Eduard Degner.**

(Aus dem zool. Institut der Universität zu Leipzig.)

Mit 2 Figuren im Text.

In dem im Februar 1912 ausgegebenen Doppelheft 3/4 (Bd. XXXIII) des »Archivs für Entwicklungsmechanik« finden sich ausführliche Mitteilungen von Franz Megušar über »Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen«. Da Megušar nur die experimentell-biologische Seite der Frage in Betracht gezogen hat, brauche ich keine meiner früheren Befunde zu korrigieren; dagegen kann ich einige Punkte seiner Darstellung, in denen er meiner Ansicht nach zu weitgehende Folgerungen gezogen hat, aus meinen Versuchen und Beobachtungen berichtigen.

Experimentiert hat Megušar mit vier decapoden Krebsen: der Krabbe *Gelasimus pugnax* Smith und den Macruren *Potamobius astacus* L., *Palaemonetes varians* Leach und *Palaemon rectirostris* Zadd. Seine äußerst eingehenden und wechselnden Versuchsreihen, deren Protokolle etwa die Hälfte der Arbeit einnehmen, stellen bis ins Einzelnste die Zustände bestimmter Chromatophoren und Chromatophorengruppen unter den verschiedenartigsten Bedingungen fest und verfolgen die Änderungen in bezug auf Expansion und Kontraktion der Pigmente von Fall zu Fall. Es ist ihm zu danken, daß er es durch weit angelegte Experimente unternommen hat, die einzelnen Faktoren, wie Temperatur, Farbe des Untergrundes, Lichtintensität, Rolle der Augen u. a. streng zu isolieren, so daß wir jetzt in der Lage sind, ihre Einflüsse im einzelnen abzuwägen und in Rechnung zu stellen.

[1] Vgl. Degner, Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. Hft. 1. (1912). Dort auch Literaturverzeichnis; v. Rynbeck, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Ergebn. d. Physiologie. Bd. V. 1906.

Mit histologisch-morphologischen Studien hat sich Megušar nicht befaßt. Er faßt die Chromatophoren als amöboid bewegliche Gebilde auf, wie aus seinen Schilderungen hervorgeht. Da heißt es z. B. von *Gelasimus*: »die Chromatophoren zogen sich zusammen (S. 487)«; S. 495 (*Astacus*): »Beide Chromatophorenarten sind beweglich«; S. 517 (*Palaemonetes*): »Ihre Chromatophoren gehen in den Kontraktionszustand über« und schließlich S. 521 (*Palaemon*): »Bekanntlich sind die Chromatophoren auch bei dieser Decapodenart beweglich.« An dieser irrtümlichen Auffassung ist wohl vor allen Dingen der Umstand Schuld, daß Megušar mehr das Gesamtbild des jeweiligen Pigmentstandes beobachtete als die feineren Vorgänge in den einzelnen Chromatophoren. Deshalb arbeitete er auch mit ungenügenden Vergrößerungen, was Franz schon an Minkiewicz moniert hat. Die zahlreichen Abbildungen bestätigen diese Vermutung; sie sind zumeist bei einer Vergrößerung von Reichert Oc. III, Obj. 3 entworfen. Einzelne Chromorhizen hat Megušar sicherlich nicht bei starker Vergrößerung beobachtet; sonst hätte er erkennen können, daß es sich nicht um Bewegungserscheinungen an der Chromatophore handelt, sondern um Strömungen in ihr.

Um so seltsamer erscheint ein Passus seiner Arbeit, in dem er in Anschluß an die Erörterung der Expansions- und Kontraktionszustände der Chromatophoren von ihrer Formbeständigkeit spricht. Es heißt S. 521: »Was die Form der Chromatophoren anbetrifft, sind die roten im Expansionszustande oft sehr unregelmäßig verzweigt, während die weißen eine mehr regelmäßige, sternförmige Gestalt besitzen . . . Im maximalen Kontraktionszustande erscheinen beide punktförmig . . . Beide Chromatophorenarten charakterisiert eine Beständigkeit in der Form.« Es folgt nun die Methode, die Formbeständigkeit festzustellen, »indem man ein und dieselbe Chromatophore zu wiederholten Malen in ihren ersten Ausdehnungszuständen beobachtet und bildlich entwirft. Immer und immer wieder treten an bestimmten Stellen gleichgeformte, zunächst starke, dann vielfach verästelte Fortsätze in immer annähernd gleicher Mächtigkeit, Form und Anzahl auf.« Am leichtesten gelänge das »nachts bei elektrischer Beleuchtung«. Nach meinen früheren Untersuchungen scheint man von der Formbeständigkeit der Chromatophoren in viel strengerem Sinne sprechen zu dürfen, als es Megušar tut. Für ihn ist die Formbeständigkeit schon damit gegeben, daß die Chromatophoren in jedem Expansionsstadium die gleichen Ausläufer aussenden, während ich mich zu der Annahme berechtigt glaube, daß in der Tat keine Chroma-

tophore ihre Form jemals ändert, nie »verschiedene Zustände« zeigt, sondern daß letztere durchweg auf die Pigmentverschiebungen innerhalb der formbeständigen Chromatophoren (die ja aus dem eigentlichen Körper und den Chromorhizen bestehen) zurückzuführen sind.

Mit jener irrigen Auffassung hängt es wohl auch zusammen, daß die Anschauungen von KEEBLE und GAMBLE nicht immer richtig wiedergegeben sind. (S. 472). Diese sprechen in ihren späteren Arbeiten (1904 und 1905) stets nur von dem Ausströmen und Zurücklaufen des Pigments, die Ramifikationen bleiben ihrer Ansicht nach bestehen und gehen weder erst auf geeignete Reize hin vom Centrum aus, noch können sie überhaupt retrahiert werden.

Zu der von FRANZ, KEEBLE und GAMBLE und andern postulierten Formbeständigkeit der Chromatophoren hat MEGUŠAR eine neue und überaus wichtige Beobachtung an *Gelasimus* gemacht, und es wäre sehr wünschenswert, wenn sie durch analoge Fälle bei andern Decapoden entweder verallgemeinert oder, bei widersprechenden Ergebnissen, nur auf vereinzelte Arten beschränkt werden würde. Er berichtet über die Folgen der Häutung bei einem Exemplar: »An der Stelle, welche stets zur Beobachtung der Chromatophoren aufgesucht wurde, sind während der Häutung wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. Es hat vor allem eine Vermehrung der Chromatophoren stattgefunden. Die Stellen, welche vor der Häutung farblos, frei von Chromatophoren erschienen, sind verschwunden. Die vorher beobachteten Chromatophoren sind infolge gänzlicher Veränderung ihrer früheren Gestalt nicht mehr von den andern zu unterscheiden.« Das ist in der Tat erstaunlich und bedarf dringend weiterer Untersuchungen. Es gibt am Körper der Garnelen der Beobachtung leicht zugängliche Stellen, die bequem von Häutung zu Häutung kontrolliert werden können. Wählt man noch dazu solche, an denen keine Überfülle von Chromatophoren den Beobachter verwirrt, wie z. B. die inneren Uropoden, so ließe sich leicht der Kreis unsrer Erkenntnis erweitern. Es könnte dann endgültig entschieden werden, ob die Formbeständigkeit der Chromatophoren absolut oder nur relativ ist. Um eindeutige Ergebnisse zu erzielen, müßte natürlich geprüft werden, ob wir es bei der vielleicht vorliegenden Häutungsänderung nur mit normalen Wachstumserscheinungen oder tiefgreifenden Veränderungen der Chromatophoren zu tun haben. Zugleich wären derartige Beobachtungen auch an Mysideen anzustellen; dort finden sich ja die Chromatophoren nur in geringer Zahl und in stets derselben Lage in den einzelnen Segmenten vor. Bei Häutungen findet weder eine Vermehrung der

Zahl noch eine Verschiebung gegen die Umgebung statt. Zu erforschen ist aber, ob eine Chromatophore die ganze Lebenszeit des Tieres hindurch bei der Expansion des Pigmentes die gleichen Ausläufer zeigt oder ob nach Häutungen Veränderungen zu bemerken sind (Vermehrung oder Verlagerung der Chromorhizen).

Schließlich müssen die von Keeble und Gamble begonnenen Studien an Larvenformen wieder aufgenommen und erweitert werden. Mir scheint eine Verlegung der Experimente auf eine breitere Basis unerläßlich, wenn wir von Einzeltatsachen und ihrer Deutung zu einer allgemein gültigen und befriedigenden Vorstellung vom Wesen der Chromatophoren kommen wollen. Geeignet zu weiteren Versuchen sind meiner Erfahrung nach auch die Mysideen, die erstens ein für die mikroskopische Beobachtung ganz besonders günstiges Material abgeben, zweitens aber mit den Larvenformen der Decapoden unmittelbar verglichen werden können. Solange die den Experimenten Megušars entsprechenden Versuche noch nicht an Mysideen angestellt worden sind (besonders in bezug auf die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Pigmente), ist es noch nicht recht angängig, auf Grund jener an wenigen verwandten Formen gewonnenen Resultate Fragen von derartiger Bedeutung zu entscheiden, wie z. B. die nach der Rolle des Lichtes beim Zustandekommen der Pigmente. So sieht Megušar in den Chromatophoren die eigentlichen Pigmentbildner und schließt das u. a. aus der Tatsache, daß entäugte Tiere (ebenso normale, ständig im Dunkel gehaltene) immer lichtere Häute abwerfen. Doch es erscheint fraglich, ob für das im Chitin auftretende Pigment wirklich die Chromatophoren als Bildungsstätten aufzufassen sind. Megušar nimmt das ohne weiteres an: er glaubt, daß der blaue diffuse Farbstoff in der Umgebung der roten bzw. gelben Chromatophoren ein Ausscheidungsprodukt von ihnen ist (S. 532): »Er wird bei normaler Tätigkeit ständig gebildet, durch die Lichtwirkung in gelben Farbstoff umgewandelt und wandert gegen die Grenzen der Körperteile, wo er sich in gelblich-orangebrauner Färbung an den Grenzen der Körperteile in der Haut ansammelt und gelegentlich der Häutung mit der alten Haut abgeworfen wird.« Das ist eine Modifikation der zuerst von Keeble und Gamble aufgestellten Hypothese, die auch schon Doflein übernommen hat, nur daß die englischen Forscher für das blaue Pigment folgenden Entwicklungsgang finden: »that it exudes from the chromatophores, permeates the tissues, and subsequently disappears" (S. 343, 1904). Ob mit der Abänderung dieser Hypothese von Megušar viel gewonnen werden kann, scheint mir zweifelhaft. Ich erinnere an

die zahlreichen Formen, die trotz großen Chromatophorenreichtums fast glashelle Häute abwerfen, wie z. B. *Leander, Crangon, Praunus*. Bei *Crangon vulgaris* weisen die meisten Exemplare am fünften Abdominalsegment einen breiten, fast schwarz gefärbten Querstrich auf, der im Chitinpanzer liegt und infolgedessen bei Häutungen mit abgeworfen wird: er hat unmittelbar mit den Chromatophoren nichts zu tun. Die Panzerfärbungen der Loricaten sind von den Chromatophoren wohl ganz unabhängig; es scheint eher, als stünden Chromatophorenreichtum und Pigmentreichtum im Chitin in umgekehrtem Verhältnis zueinander. Bei den Loricaten liegen die Verhältnisse doch übrigens so, daß die Pigmentlage der Cuticula von der Hypodermis durch die »Hauptlage« getrennt ist[1].

Auch hier könnte das Studium möglichst frisch geschlüpfter Jungtiere Aufschluß bringen; die jungen Flußkrebse, die Megušar zur Verfügung standen, hatten schon eine Länge von etwa 2,25 cm, und noch schwieriger zu übersehen sind seine Versuche an sich häutenden *Gelasimus*, da Kontrollexperimente über den Farbenwechsel normal sich häutender Tiere unter »natürlichen« Bedingungen fehlen.

Großen Wert legt auch Megušar wie die früheren Forscher auf das rätselhafte blaue Pigment, das in Körnchen- oder Schollenform in den roten Chromatophoren, als diffuser Farbstoff in ihrer Umgebung zu Zeiten auftritt oder verschwindet und von dem Megušar die höchst bedeutsame Tatsache konstatiert hat, daß es, im Dunkel gebildet, bei greller Beleuchtung »im Nu in Gelb umschlägt«. Doch gibt es anderseits wieder eine große Zahl von Chromatophoren, in deren Umgebung nie Blau auftritt, (bei *Palaemon* und *Palaemonetes*), auch nicht unter sonst Blau bedingenden Ursachen. Bei den Mysideen habe ich es nie beobachtet; nicht einmal bei Siriellen, deren Lateralchromatophoren sonst völlig den Habitus der roten (bzw. orangefarbenen) Decapodenchromatophoren aufweisen, war auch nur die geringste Andeutung von blauem (oder gelbem) diffusem Farbstoff festzustellen. Es ist hier noch besonders auf die Gruppe von Chromatophoren hinzuweisen, die außerhalb der Decapoden die Hauptrolle zu spielen scheint: deren Pigment aus Körnchen in gefärbter Grundmasse bestehen. Hier tritt unter keinen Umständen blaues Pigment auf, ebensowenig ist das übrigens bei den rein körnigen Chromatophoren der Fall, die sich

[1] Bütschli, Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse der Organismen und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus stehen (*Astacus*-Panzer). Leipzig 1899.

gleichmäßig bei Decapoden und Schizopoden vorfinden. Dagegen haben Keeble und Gamble (1904, S. 308) das Auftreten von blauem Pigment bei Mysideen festgestellt und zwar bei der von ihnen als selbständige Art *Macromysis nigra* von *M. flexuosa* abgetrennten Form. Bemerkenswert ist aber, daß dieses blaue Pigment ganz andrer Art ist, als das von Decapoden bekannte, und von den Chromatophoren nicht direkt abhängig ist. "No yellow absorbent pigment and no blue pigment appear in the chromatophores, though in *Macromysis* a blue substance appears at nightfall in the blood and in the neighbourhood of the chromatophores." S. 342: "The blue substance in *Macromysis* does not appear gradually exuding from the chromatophore-centres, as is the case with *Hippolyte*, but makes its appearance suddenly throughout the body as though it were produced by some chemical agency acting on a colourless substance distributed through the tissues." Hierzu ist aber zu bemerken, daß das Blau der nächtlich gefärbten *Mysis* ein vollkommen andres Aussehen darbietet als das der Decapoden, das auch am Tage oft zur Beobachtung gelangt. Und soll es auch hier abhängig von den Chromatophoren sein, so ist nur darauf zu verweisen, daß es am schönsten und leuchtendsten in den Scherengliedern von *Leander* zu beobachten ist, die meistens frei von Chromatophoren sind.

Trotz der großen Zahl von Arbeiten, die in den letzten Jahren schon viel zur Klärung des Chromatophorenproblems beigetragen haben, setzt es noch immer einer befriedigenden Lösung fast unüberwindlich scheinende Schwierigkeiten entgegen. Der springende Punkt liegt wohl in der Analyse der Rolle des Lichtes bei der Pigmentbildung sowie in der Entwicklungsreihe der Farbstoffe auseinander unter seiner Einwirkung. Zweck dieser Zeilen ist es, wenigstens nach einer Seite hin auf die Möglichkeit, der Schwierigkeiten Herr zu werden, hinzuweisen. Ich habe schon in meiner früheren Arbeit betont, wie vielversprechend vergleichende Studien an junger Brut sein müssen, um so mehr, je größer die Zahl der zur Verfügung stehenden Formen und Stadien ist: es ist also eine dankbare Aufgabe für die an Meeresstationen arbeitenden Forscher. (Im Aquarium Garnelen zu züchten, dürfte wohl nur in den allerseltensten Fällen gelingen.) Sind wir erst imstande, die embryologische Entwicklung der Chromatophoren an normal sich entwickelnden Tieren zu verfolgen, so ist schon ein wesentlicher Schritt vorwärts getan. Dann sind Embryonen in dauernder Dunkelheit zu halten und auf den Zustand ihres Chromatophorensystems zu untersuchen. Als Ergänzung zu diesen Untersuchungen sind Experi-

mente anzustellen, die wirklich die Neubildung von Chromatophoren beobachten lassen: ich meine Amputation von Körperteilen, die sicher und schnell regeneriert werden. Es kommen hierzu zunächst wieder die Uropoden der Garnelen in Betracht, deren Verlust von den Tieren ohne Nachteil ertragen wird und an denen während des Regenerationsprozesses die Entstehung von Chromatophoren unmittelbar verfolgt werden kann. Hält man bis zur vollständigen Regeneration die Versuchstiere dauernd im Dunkeln, so ist die Möglichkeit gegeben, mit größerer Exaktheit als bisher den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentbildung klarzustellen. Diese beiden Versuchsreihen sind nun auch mit geblendeten Garneelen anzustellen, da alle bisherigen Forschungen die wichtige Rolle der Augen dargetan haben. Ist derart erst eine zuverlässige Grundlage geschaffen, dann ist auch Aussicht vorhanden, an die Beantwortung von Fragen sekundärer Art, wie z. B. nach dem Einfluß des Untergrundes, der Farbenanpassung usw. heranzugehen, die bis jetzt trotz der umfassenden Experimente noch nicht in zufriedenstellender Weise erfolgt ist.

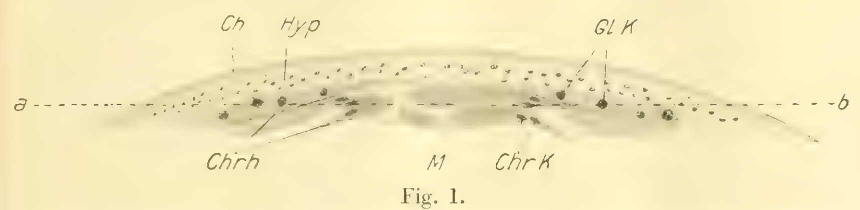


Fig. 1.

Schemat. Skizze der in Fig. 2 im Flächenschnitt dargestellten Chromatophore von *Praunus neglectus* in situ. Tangentialschnitt. *a—b*, Schnittrichtung des Flächenschnittes der Fig. 2. *Ch*, Chitin; *Chrh*, Chromorhizen; *ChrK*, Kerne der Chromatophoren; *GlK*, Kerne des Drüsengewebes; *Hyp*, Hypodermis; *M*, Membran.

Zum Schluß sei es mir gestattet, noch einige Nachträge bezüglich des Baues der Chromatophoren von *Praunus neglectus* beizufügen. Bei weiteren Studien über die Natur der in den Chromorhizen verlaufenden Achsenstränge wandte ich erneut auch die Borax-Indigcarminfärbung nach Merkel an. Ich hoffte auf diese Weise vielleicht aus einer besonderen Färbbarkeit Schlüsse auf ihre Natur ziehen zu können. Leider blieben die mannigfachen Versuche ohne diesen speziellen Erfolg, und so muß ich es immer noch an einer ausreichenden Erklärung dieser vergänglichen protoplasmatischen Stränge fehlen lassen. Dafür aber erhielt ich einige gute Flächenschnitte, von denen ich die Abbildungen 1 und 2 gebe. Fig. 1 stellt in schematischer Skizze einen Medianschnitt durch die Dorsalchromatophore des ersten Abdominalsegmentes dar. Es sind einige Chromorhizen *Chrh* angedeutet mit den an ihrer Basis

liegenden Chromatophorenkernen *ChrK*. Die Chromatophore liegt eingebettet in das von Keeble und Gamble als drüsig bezeichnete Gewebe mit den Kernen *GlK*. Die Linie *a—b* gibt die Schnittrichtung an,

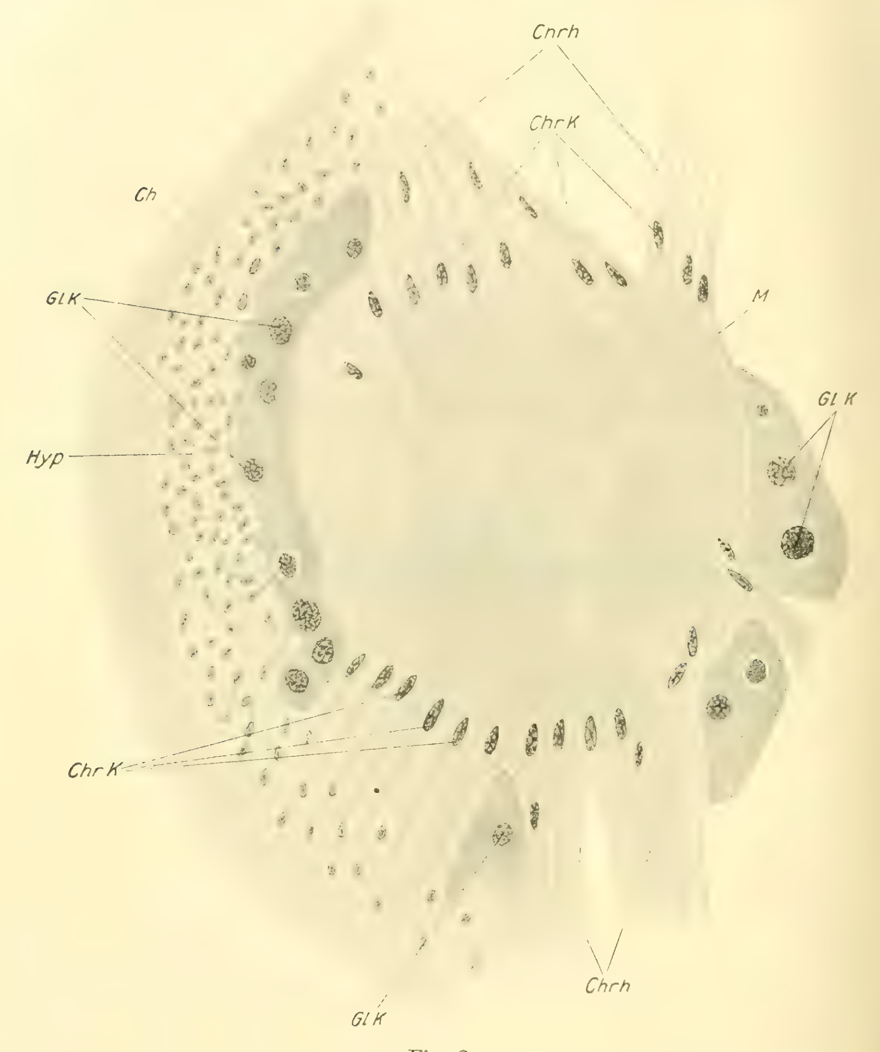


Fig. 2.
Flächenschnitt durch die in Fig. 1 dargestellte Chromatophore. Leitz Oc. III, Obj. 8. Abkürzungen s. Fig. 1.

die das in Fig. 2 dargestellte Bild liefert. Diese Flächenansicht läßt den Bau der Chromatophore weit besser erkennen als Bilder von Längsschnitten, wie ich eines meiner früheren Arbeit (l. c. Taf. II, Fig. 9)

beigegeben habe. Gute Flächenschnitte der Dorsalchromatophoren sind wegen der schwierigeren Orientierung schwerer zu erhalten, zeigen dann aber alle Verhältnisse in vortrefflicher Weise, ohne daß man in die Notwendigkeit des Kombinierens versetzt wäre. Im vorliegenden Fall befand sich das Pigment bei der Fixierung in starker Expansion; die Ausläufer sind aber nicht sehr weit zu verfolgen, da sie wegen der cylindrischen Gestalt des Abdomens aus der anfänglich zur Schnittrichtung parallelen Ebene in die zu ihr senkrechte abbiegen. Um die Kerne deutlich sichtbar zu machen, wurden die Schnitte stark entpigmentiert. Das übriggebliebene Pigment bildet eine fast homogene, ganz schwach gekörnelte Masse, die in der Farblösung eine leichte rötliche Tönung angenommen hat. Augenfällig ist die große Anzahl der Kerne und ihre regelmäßige Anordnung an der Peripherie des Chromatophorenkörpers. Ihre Gesamtzahl in der Chromatophore schätze ich auf etwa 35; ein Centralkern, wie ihn CHUN bei den Cephalopoden-Chromatophoren beschreibt, läßt sich hier so wenig wie an andern Krusterchromatophoren nachweisen. Überhaupt ist die auffallende Ähnlichkeit der Fig. 2 mit den von CHUN gelieferten Zeichnungen von *Bolitaena*-Chromatophoren nur ganz äußerlich. Die Unterschiede fallen bei näherem Zusehen sofort in die Augen: eben der Mangel des Haupt- oder Zentralkernes und das Fehlen von kontractilen Fasern an den Ausläufern, auf deren Tätigkeit die Pigmentverschiebungen zurückzuführen wäre. Es ergibt sich durch Vergleichung der einzelnen Schnitte der Serie, daß zu jeder der Schollen eine größere Anzahl von Kernen gehört, die aber nicht genau festzustellen ist. Die Membran *M* färbt sich nur schwach, läßt sich aber als unmittelbar vom Körper zu den Ausläufern übergehend an mehreren Stellen verfolgen. Die radiär etwas weiter verschobenen Kerne vermag ich nicht als Kerne der die Membran bildenden Zellen zu deuten, wie KEEBLE und GAMBLE. Wenn sie ihr auch öfters dicht anliegen, so unterscheiden sie sich doch im Aussehen durchaus nicht von den übrigen; ich halte also die Membran für ein Produkt der Chromatophoren selbst, nicht für eine Bildung der sie umgebenden Zellen.

Umgeben wird die Chromatophore von dem von KEEBLE und GAMBLE zuerst beschriebenen und für drüsig erklärten Gewebe. Ich habe die Bezeichnung übernommen, bin aber nicht in der Lage, ihre Berechtigung zu erweisen. Es fehlen jegliche Anzeichen von besonderen Granulis in dem Komplex, die als Drüsensecrete aufgefaßt werden könnten. Hiermit trete ich in Gegensatz zu den englischen Forschern, die in ihm "different degrees of vacuolation and of granularity, indi-

cating phases of secretory activity" beschreiben. Welcher physiologische Zusammenhang zwischen Drüsen und Chromatophoren bestehen sollte, ist nicht recht ersichtlich, und wenn KEEBLE und GAMBLE ihn nicht für ausgeschlossen halten, so ist vielleicht der Hinweis am Platz, daß das fragliche Gewebe in der Umgebung sämtlicher von mir untersuchten Decapodenchromatophoren fehlt. Vielleicht bringt auch hier die Untersuchung von Larvenformen den Aufschluß. Das Gewebe selbst tritt auffällig genug hervor, vor allen Dingen durch die außerordentliche Größe der fast kugeligen Kerne. Sehr häufig tritt um sie eine Art zona pellucida auf, wohl ein Kunstprodukt der Konservierung.

Leipzig, im März 1912.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.







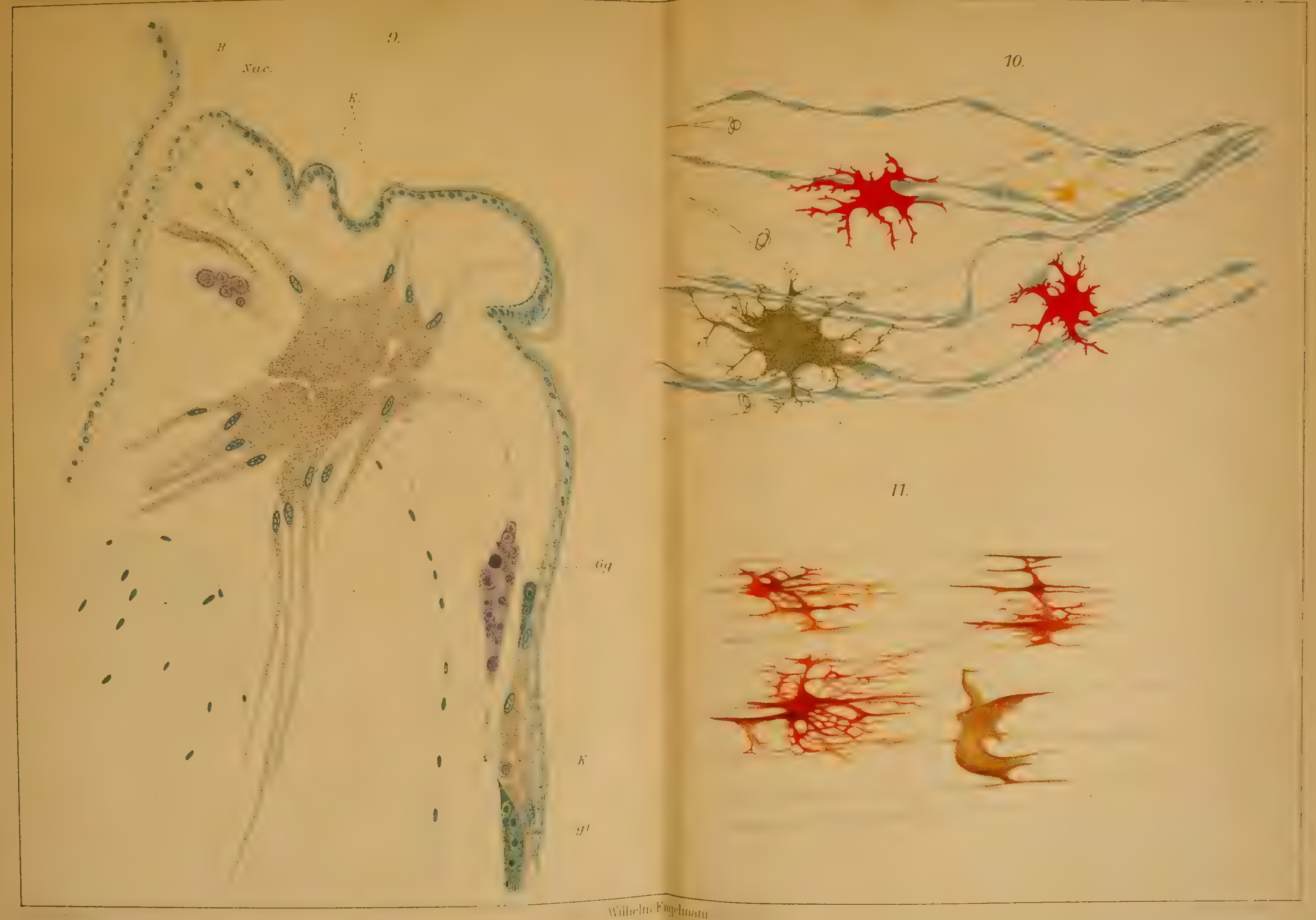



1.
a
b
c
4.
5.
7.
3.
6.
8
2.







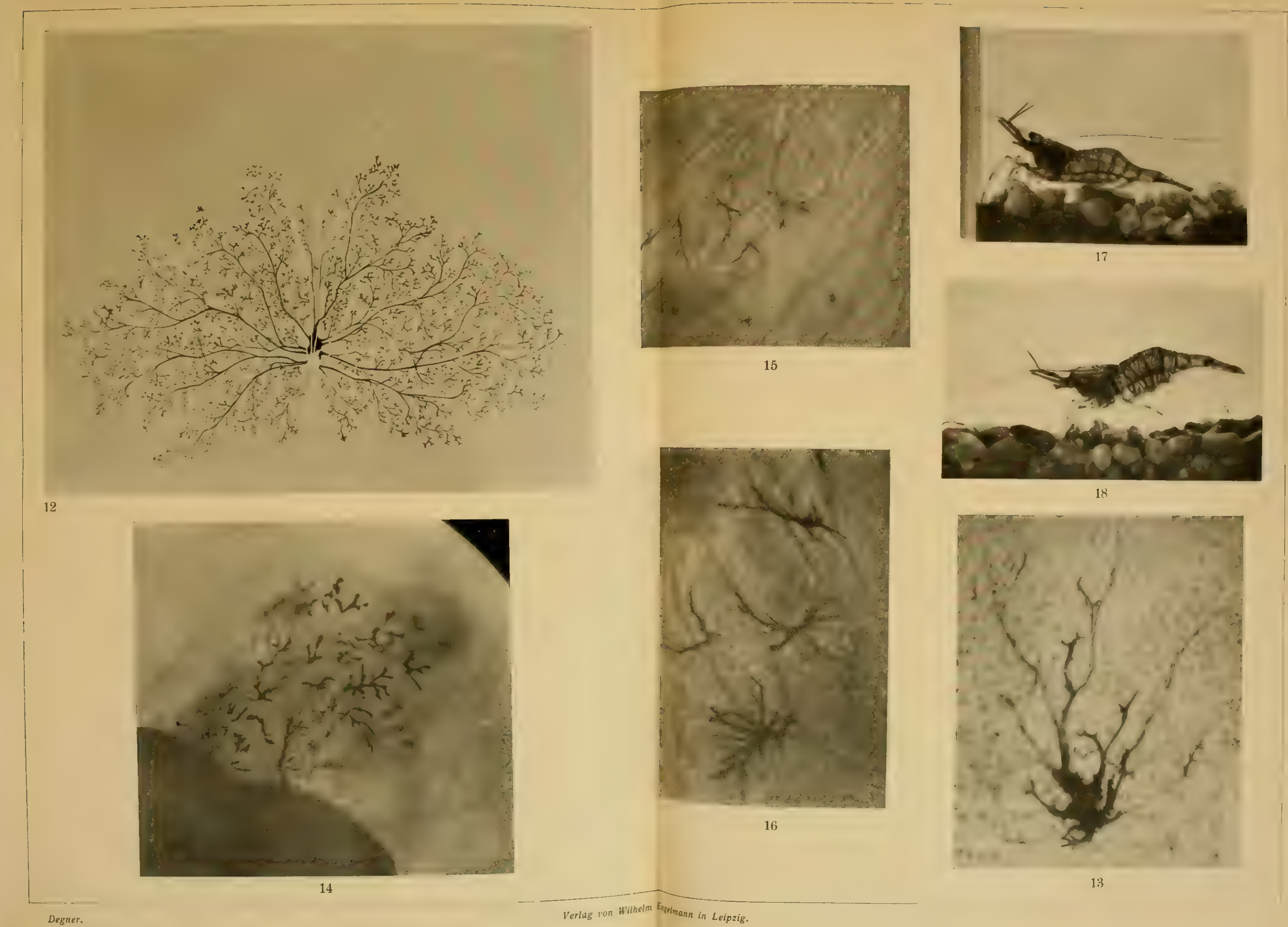


Wilhelm Engelmann







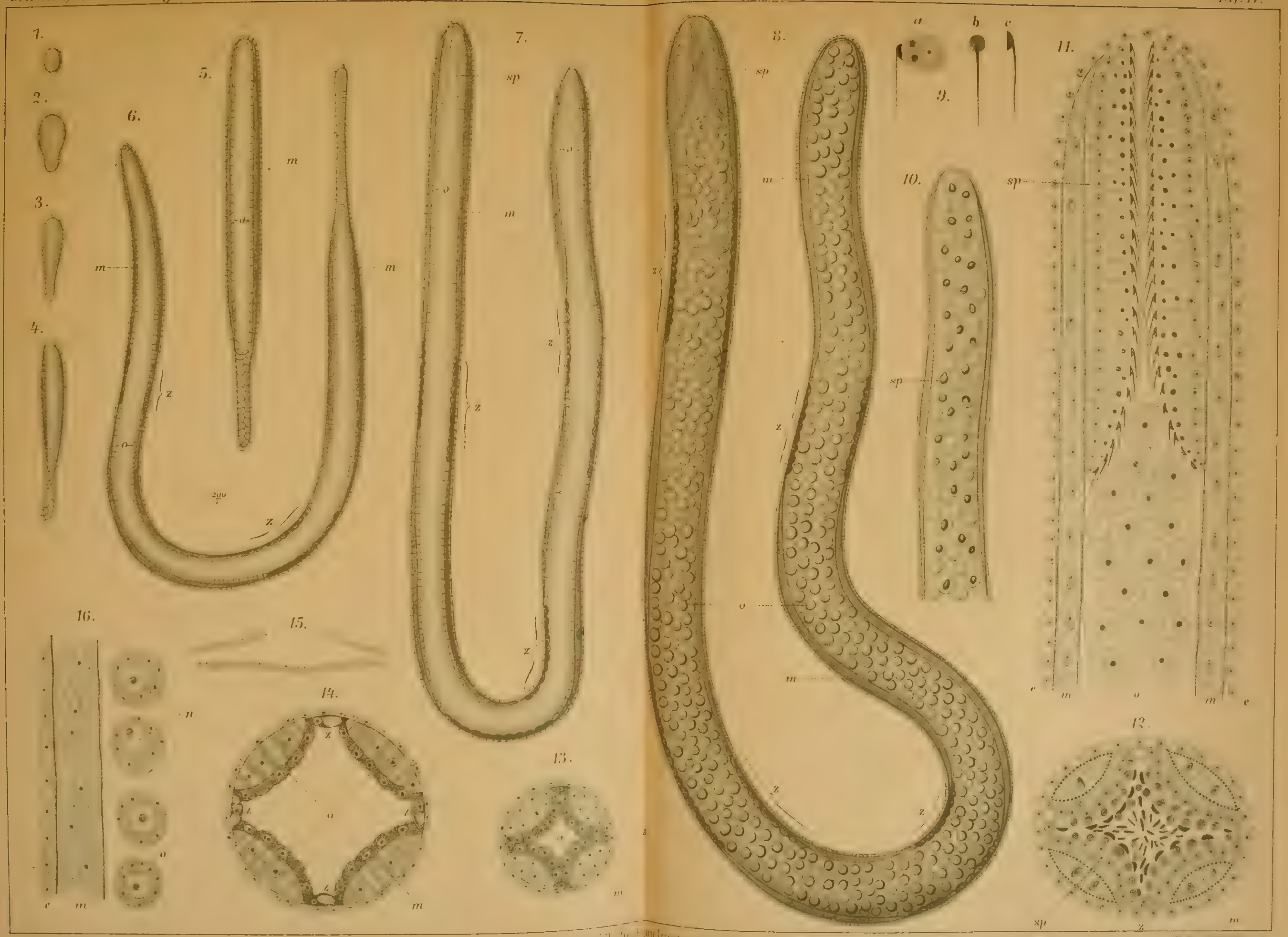


Degner.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.





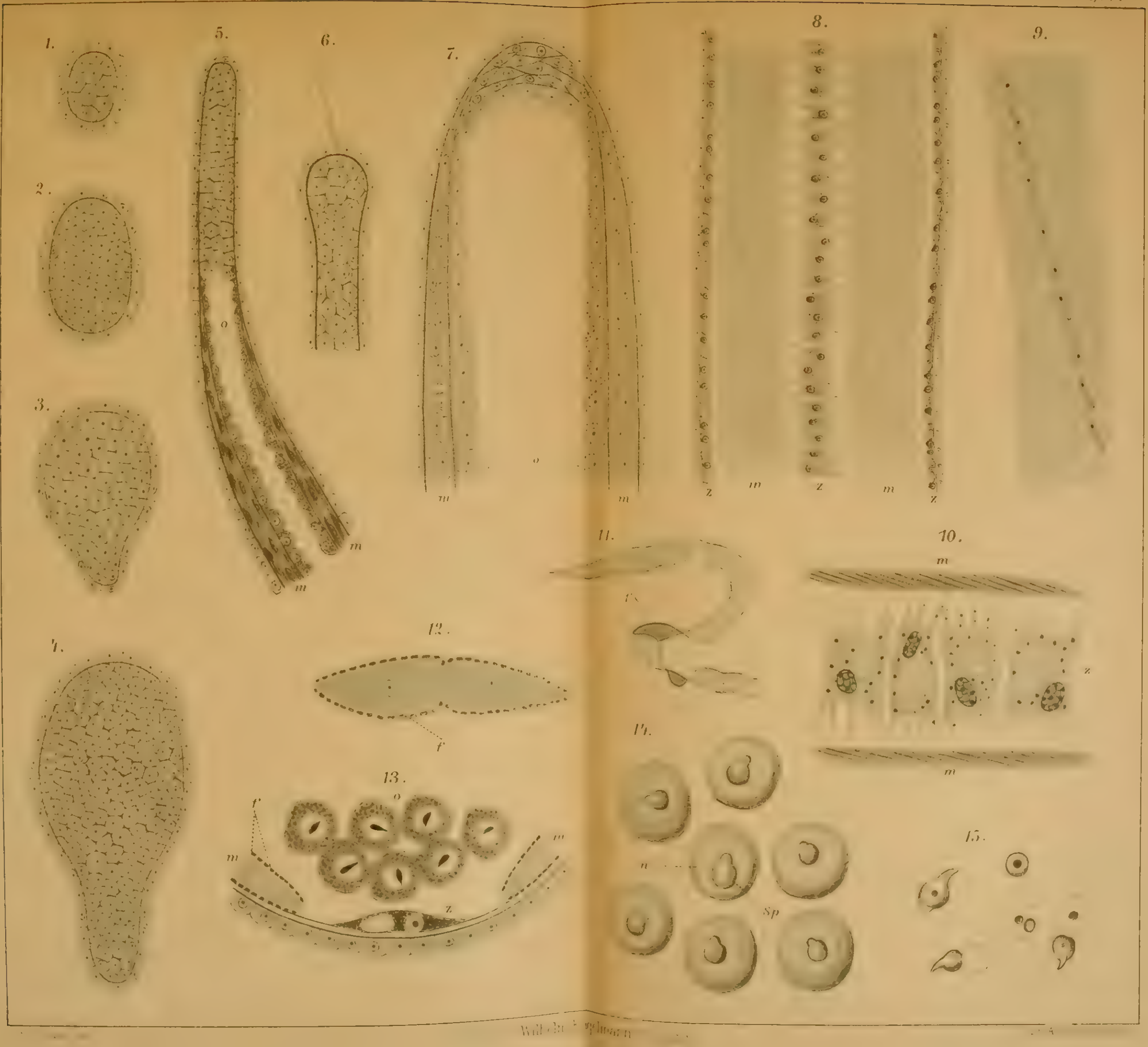



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
a
b
c
m
sp
z
o
e
n





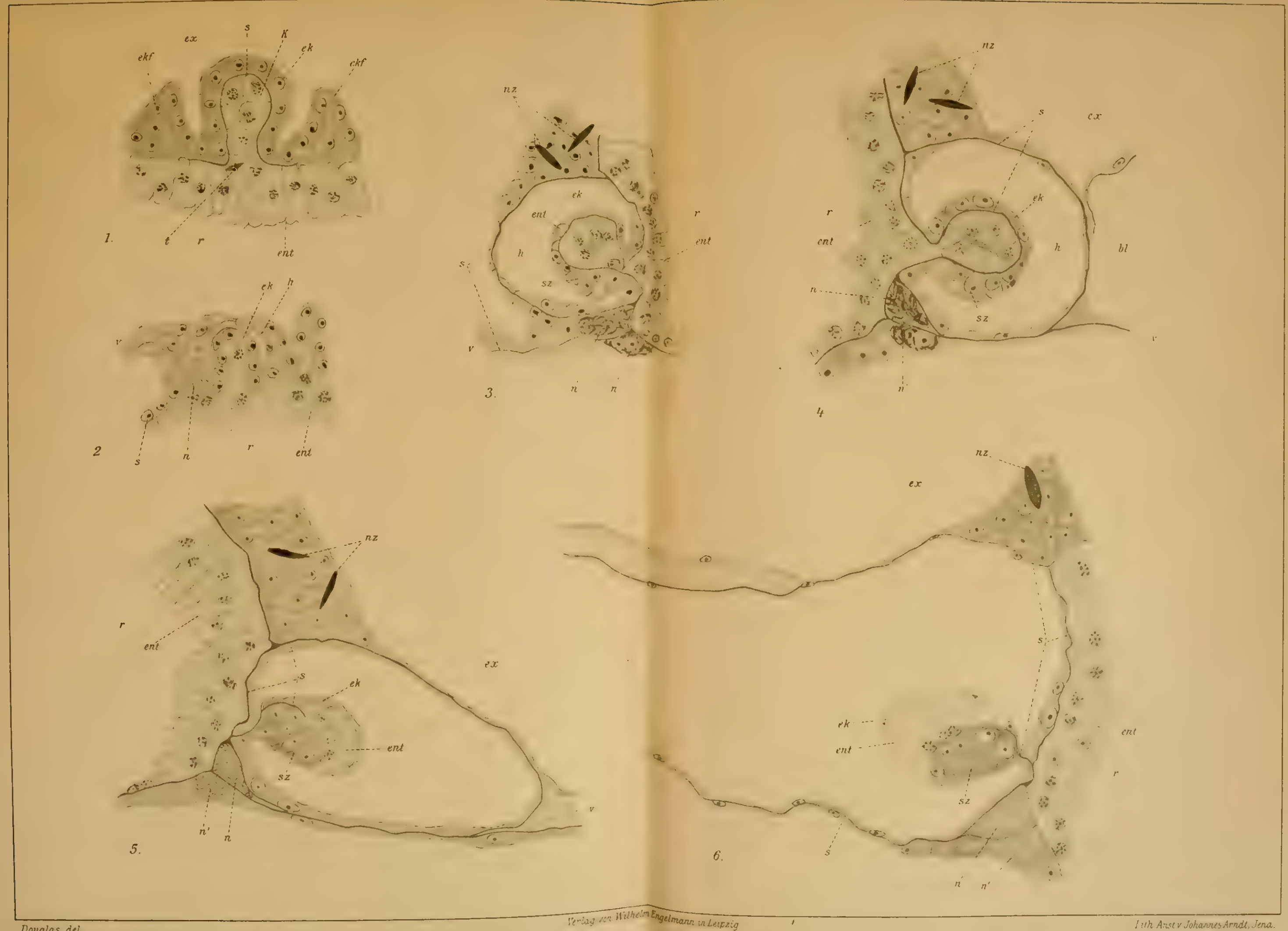



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
o
m
z
f
n
Sp









Douglas del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.








1.
Pdr
Pdrk
alm
Eprm
Epdrk
Bsm
Afg
Epdr
Epdrs
Wz
Bsk
St
Kn
W
Vafg
2.
W
Kn
St
Bsk
N
3.
4.
Rhc
Rn
Gz III
Cs
GzI
aN
N
iN
Gz II
Km
Bu
R
6.
Ck
Gzbl
Dr
Drg
11.
N
15.
Kn
Ausf
W
St
Bsk
epdr
Ep
epRm
aLm
Pdr
Lep
Rm
iLm
Gz II
5.
Vrz
Fst
Sst
Msk
16.
10.
Schnfst
Ck
Mep
7.
8.
N
9.
N
13.
Nphk
R
Nphk
Sst
Rhc
C
Bsm
E
Tz
Dep
Vep
Bu
Bg
12.
V
K
N
14.
Dr
W
N
Mpr
17.







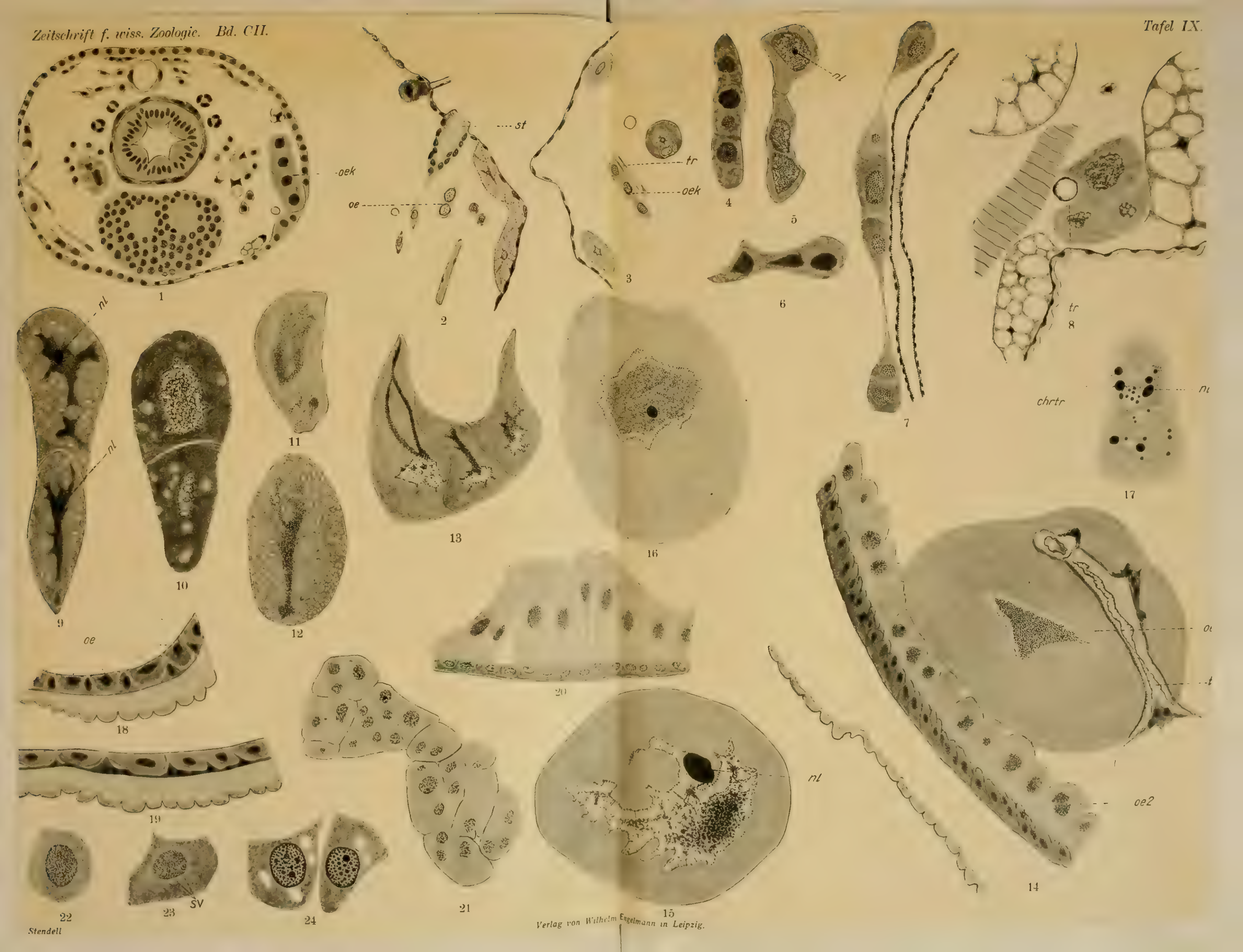


Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig







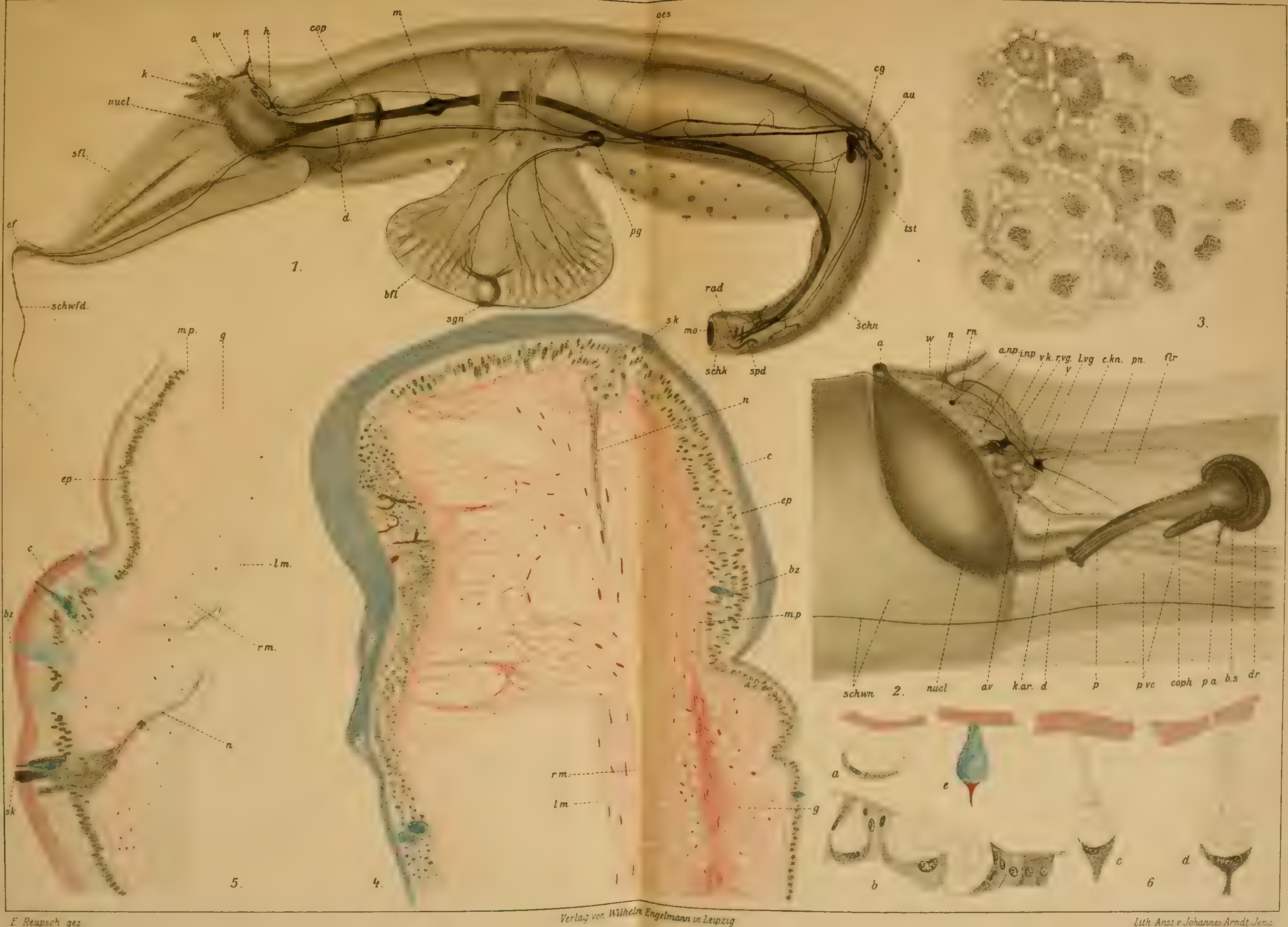


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.







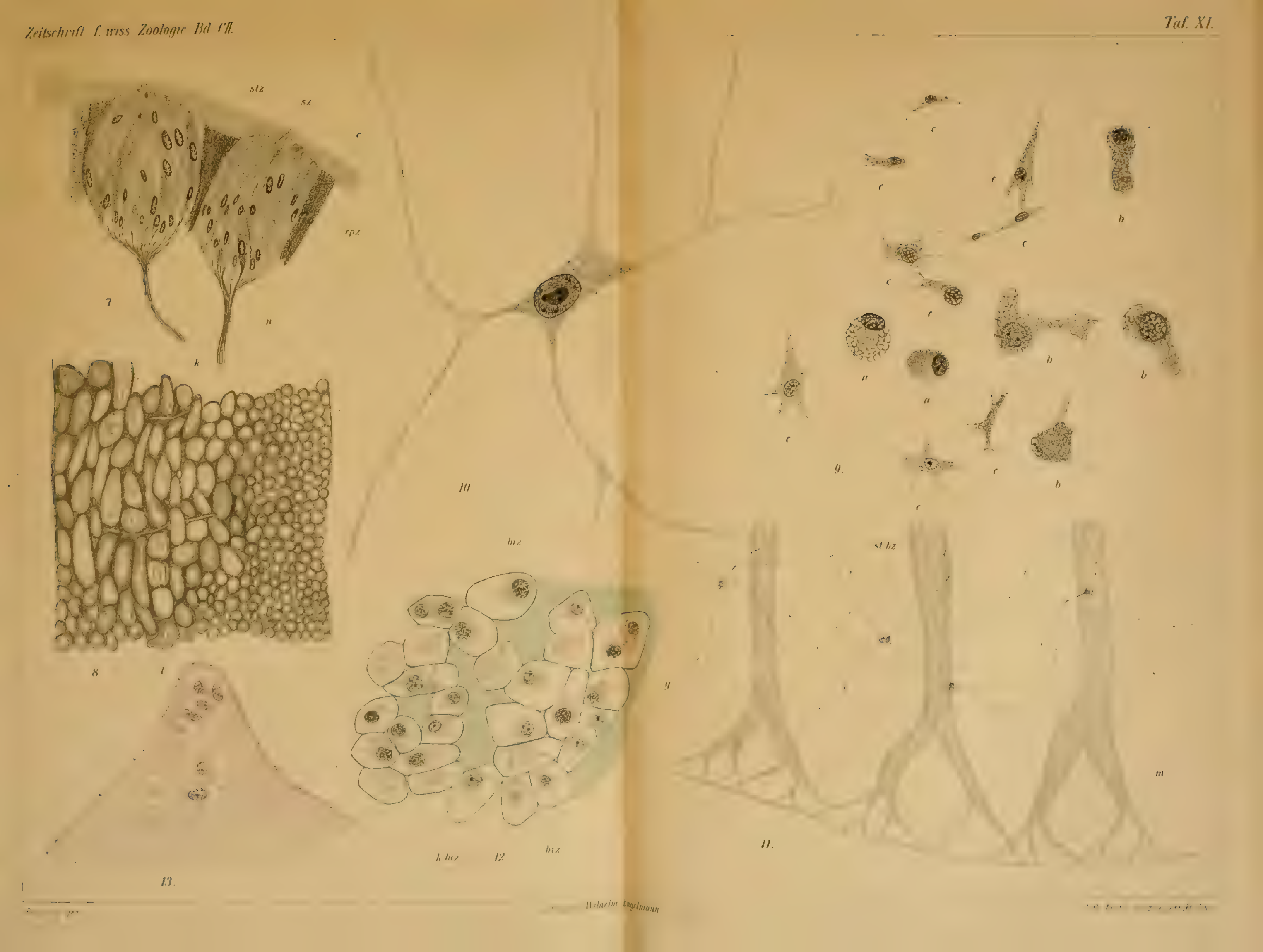


E. Reupsch gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.








stz
sz
c
epz
7
n
k
8
l
13.
10
bz
12
k bz
bz
g
9.
a
b
c
st bz
11.
m



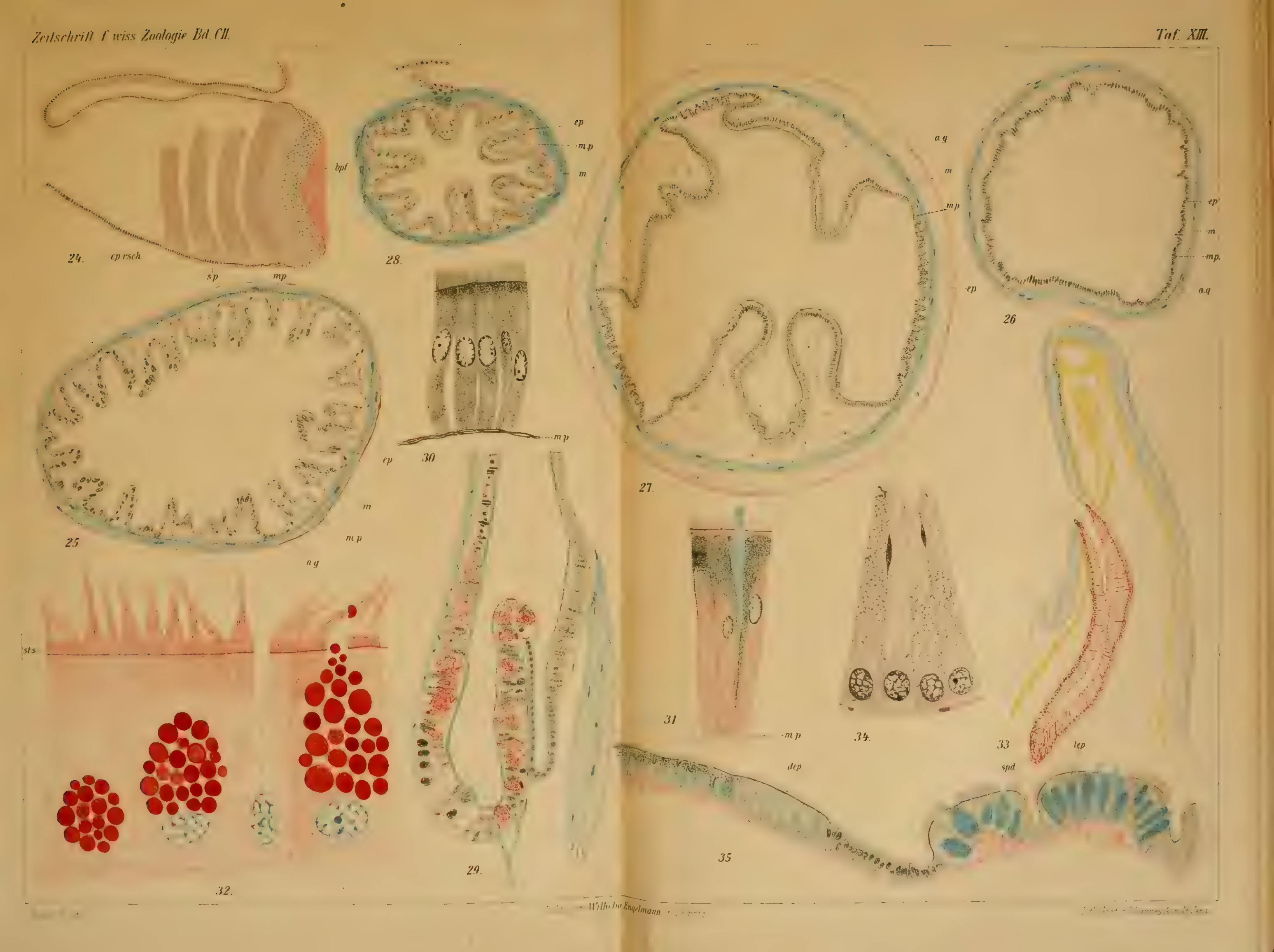












Wilhelm Engelmann





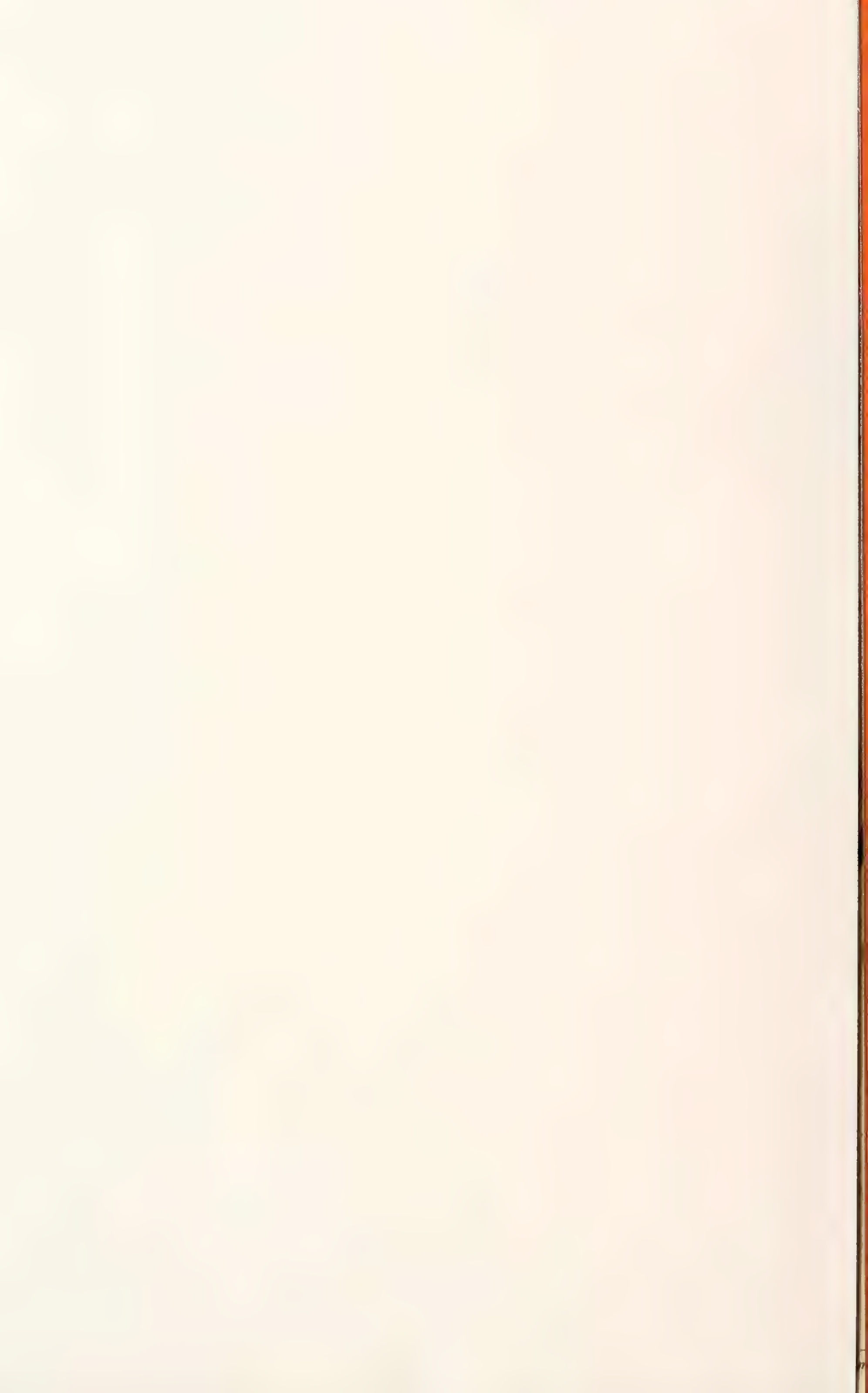


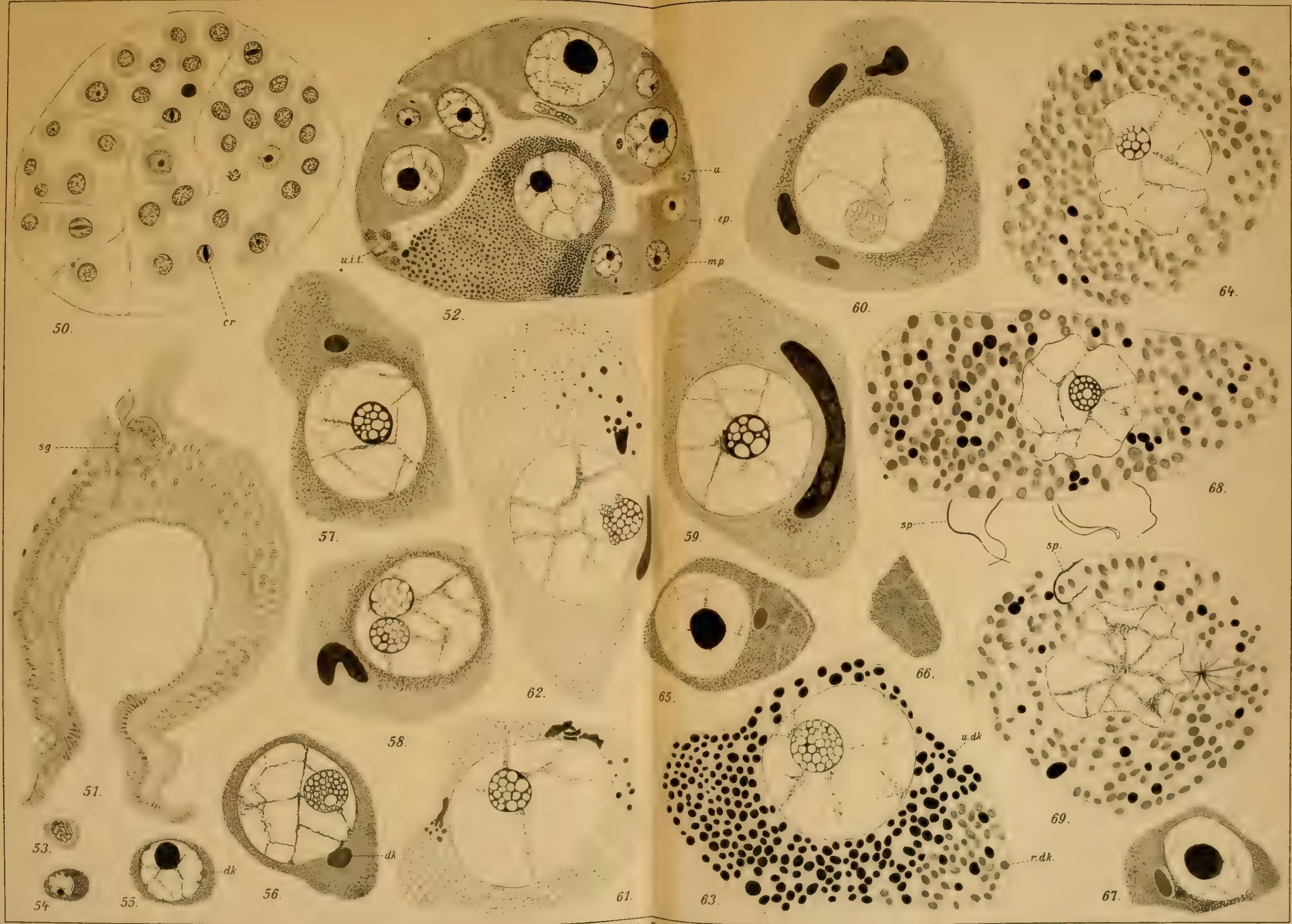


E. Hentsch del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena







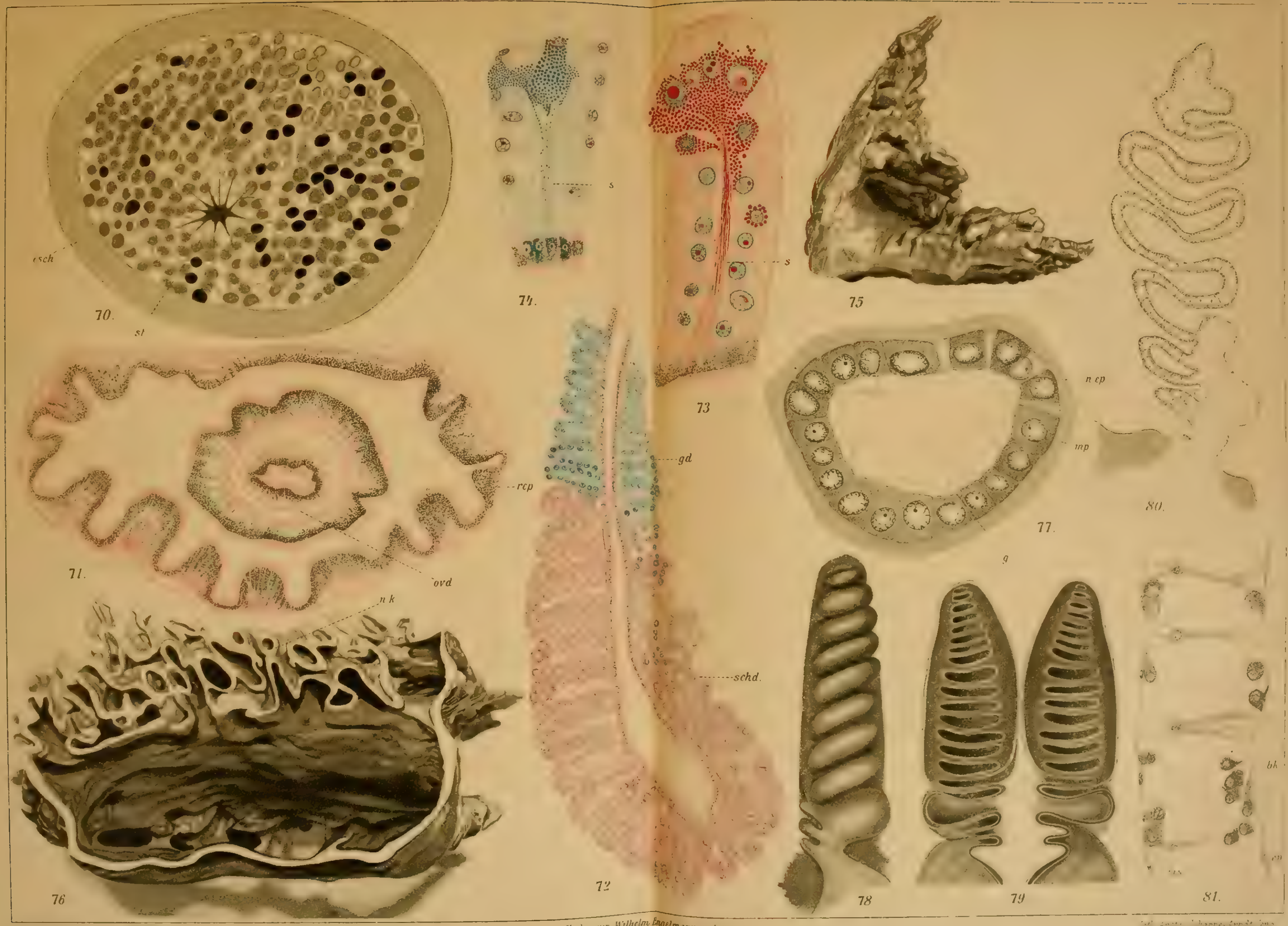


E. Reupsch gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith Anst. v. Johannes Arndt, Jena.









Reusch gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig









Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.







Fig. 1.

mas moa pau moa po mooc mzl mml pppl pzpl mlls pspl sphc ppsph mlli

Fig. 2.

mas mora mt moa pau moa po mml mlls mn mae mma gp moor mmt dp mm gb mb mlli

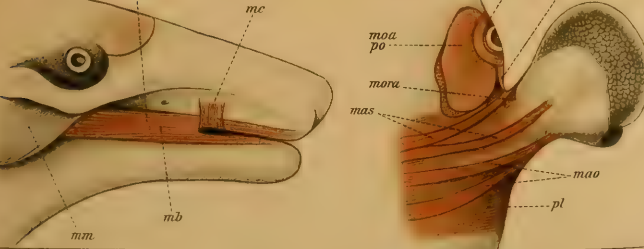


Fig. 4.

mooc moa pau moa po mora mas mao pl

Fig. 5.

rt ro rm nap ra V VII rmd rb nat

Fig. 6.

moa pau mao moa po mooc mzl mml mma pzpl ppsph mlls sphc

Fig. 7.

moa pau mao mt mml mlls mma mn gp gb mb moor dp mm

Uekermann del.


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig







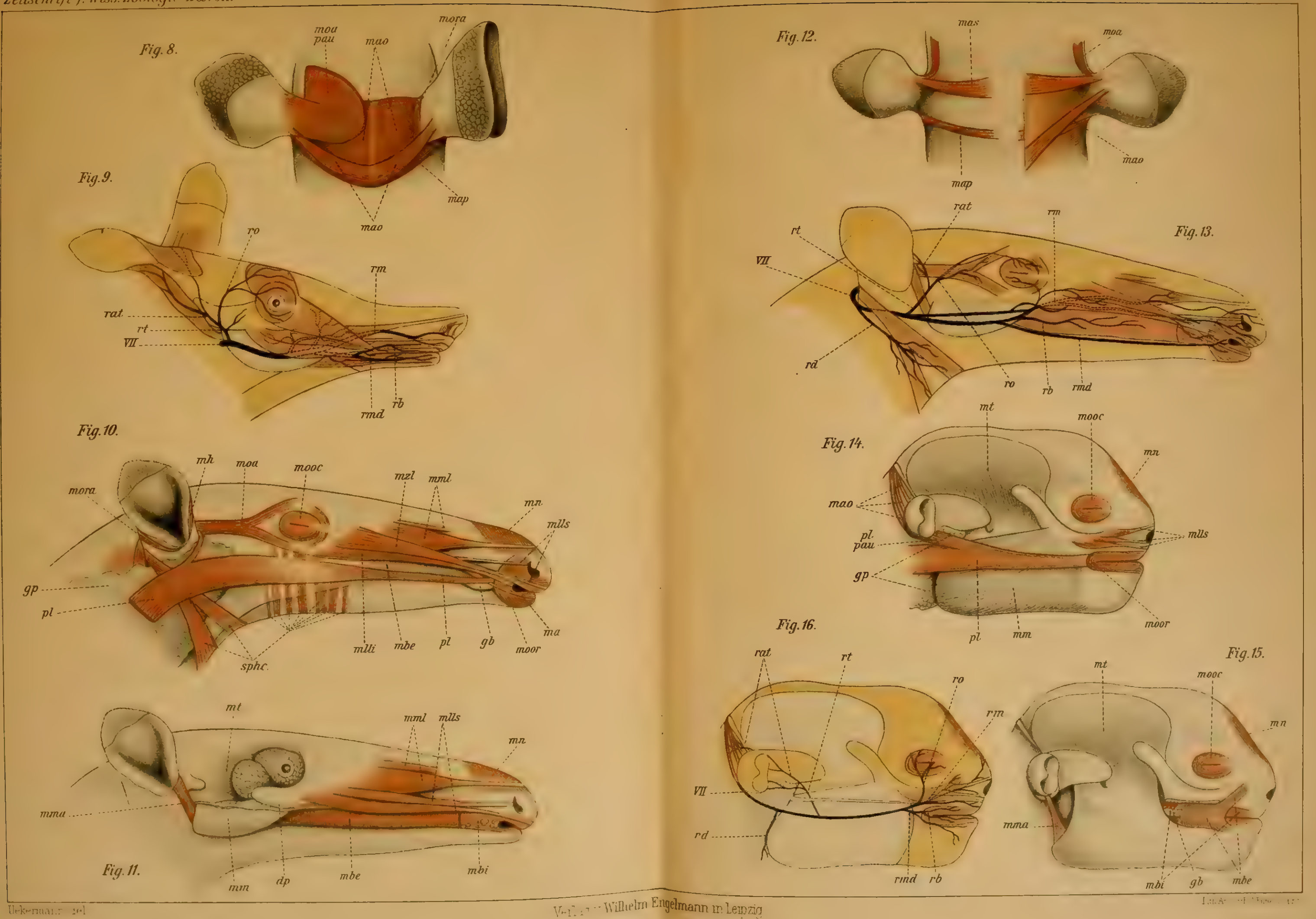
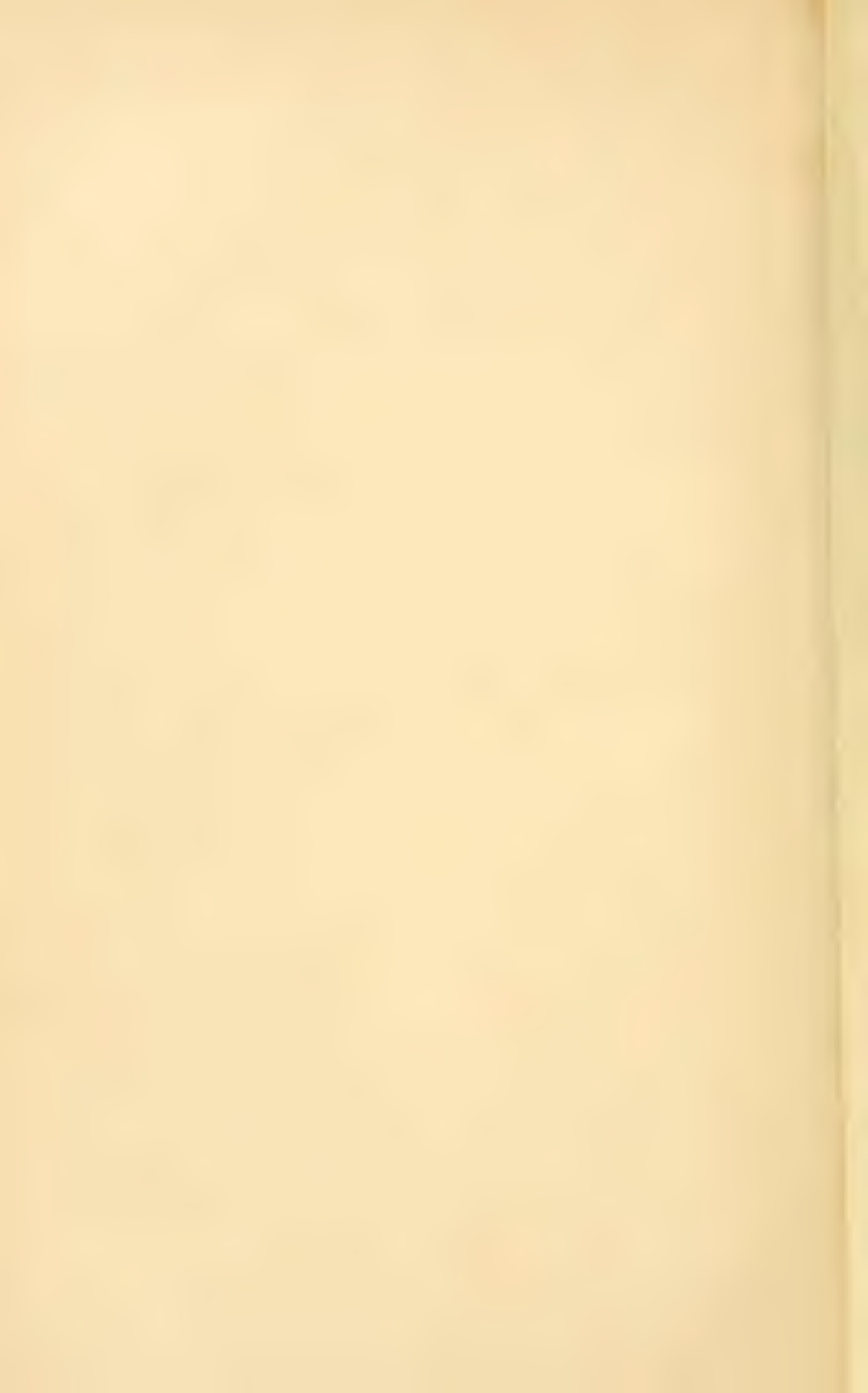
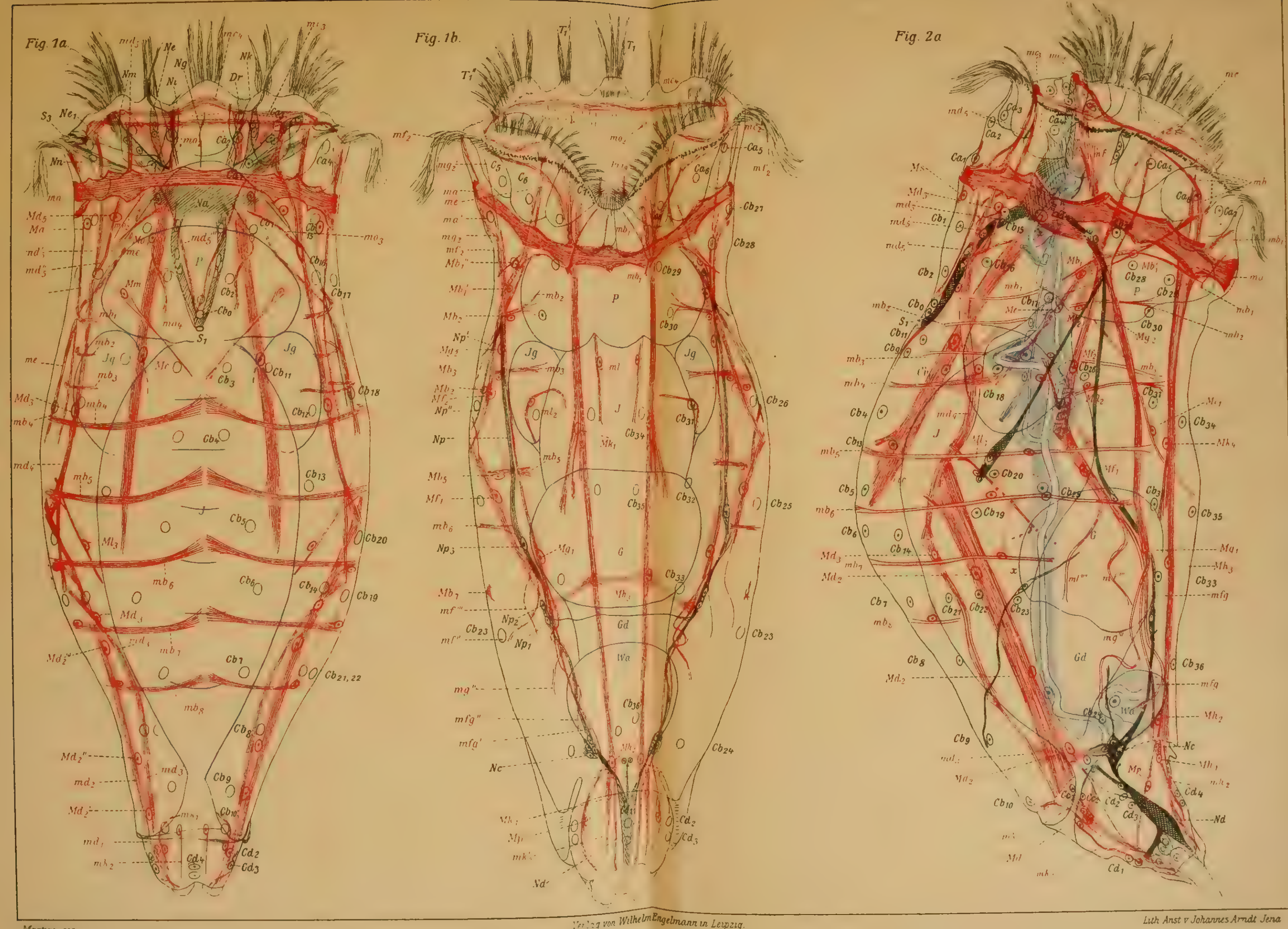


Fig. 8.
moa
pau
mao
mora
map
mao
Fig. 9.
ro
rm
rat
rt
VII
rmd
rb
Fig. 10.
mh
moa
mooc
mzl
mml
mn
mora
mlls
gp
pl
mlli
mbe
pl
gb
moor
ma
sphc
Fig. 11.
mt
mml
mlls
mn
mma
mm
dp
mbe
mbi
Fig. 12.
mas
moa
map
mao
Fig. 13.
rat
rm
rt
VII
rd
ro
rb
rmd
Fig. 14.
mt
mooc
mn
mao
pl
pau
gp
mlls
pl
mm
moor
Fig. 16.
rat
rt
ro
rm
VII
rd
rmd
rb
Fig. 15.
mt
mooc
mn
mma
mbi
gb
mbe







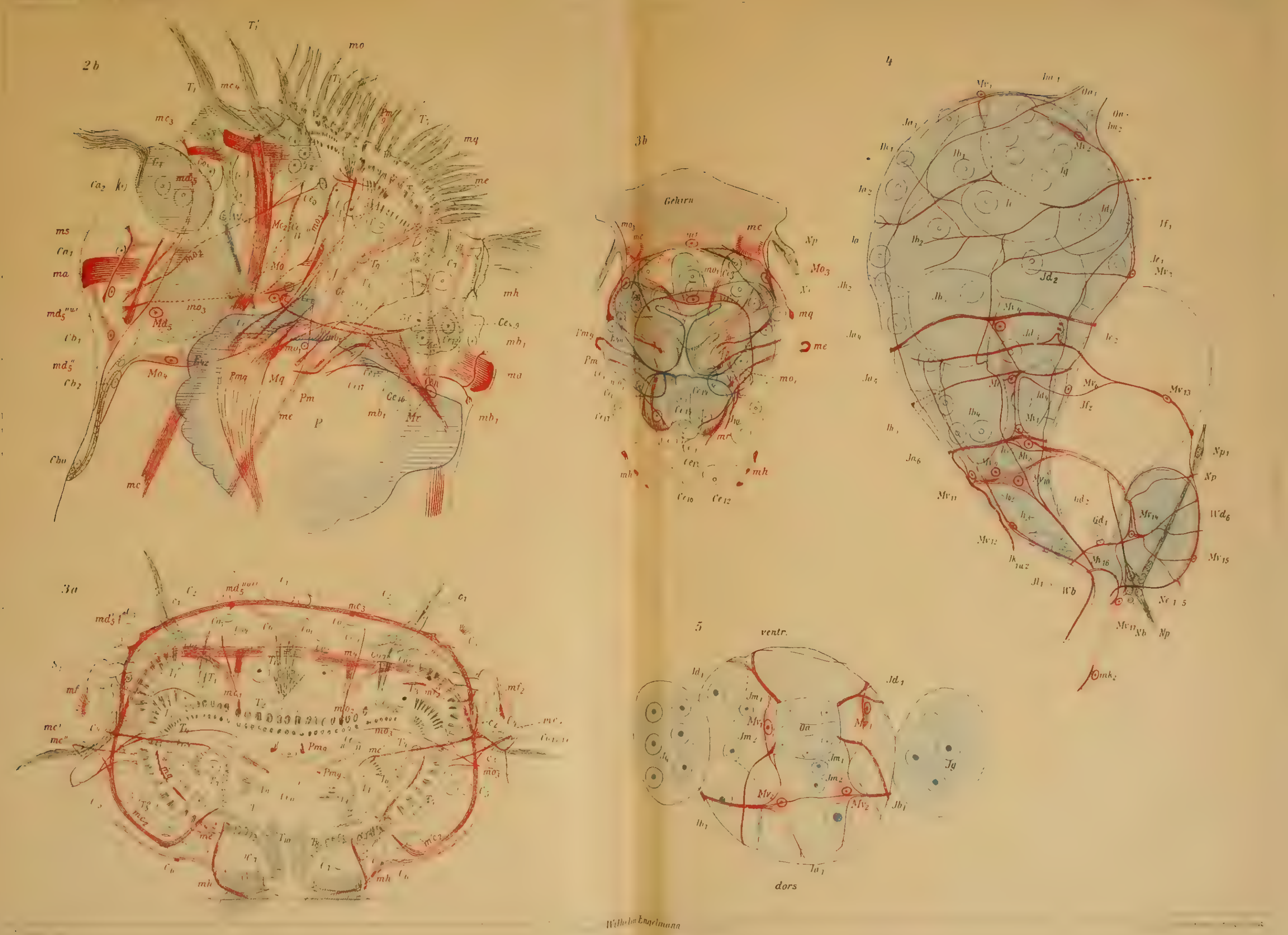


Martini gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena





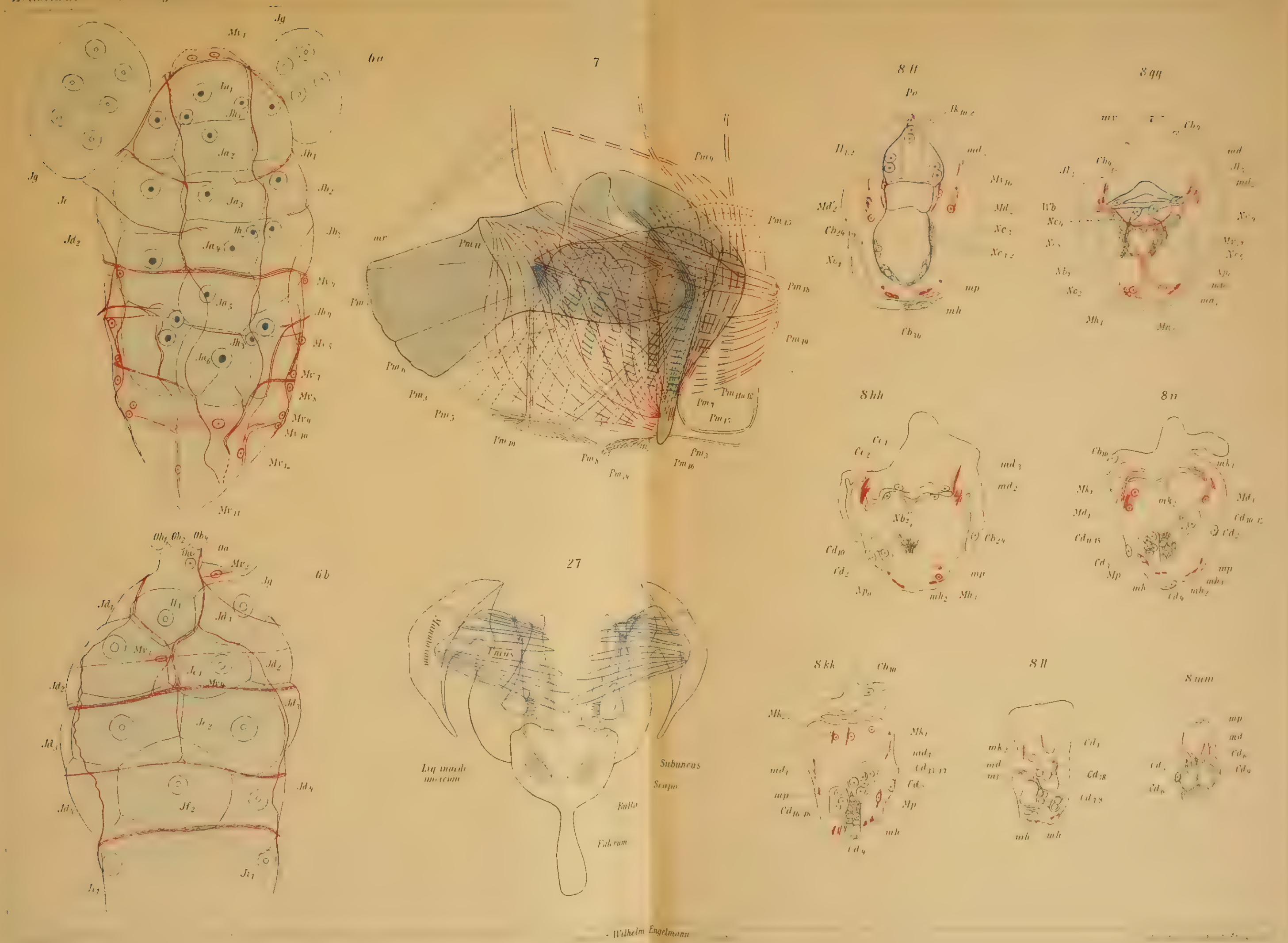



2b
3a
3b
4
5
Gehirn
ventr.
dors





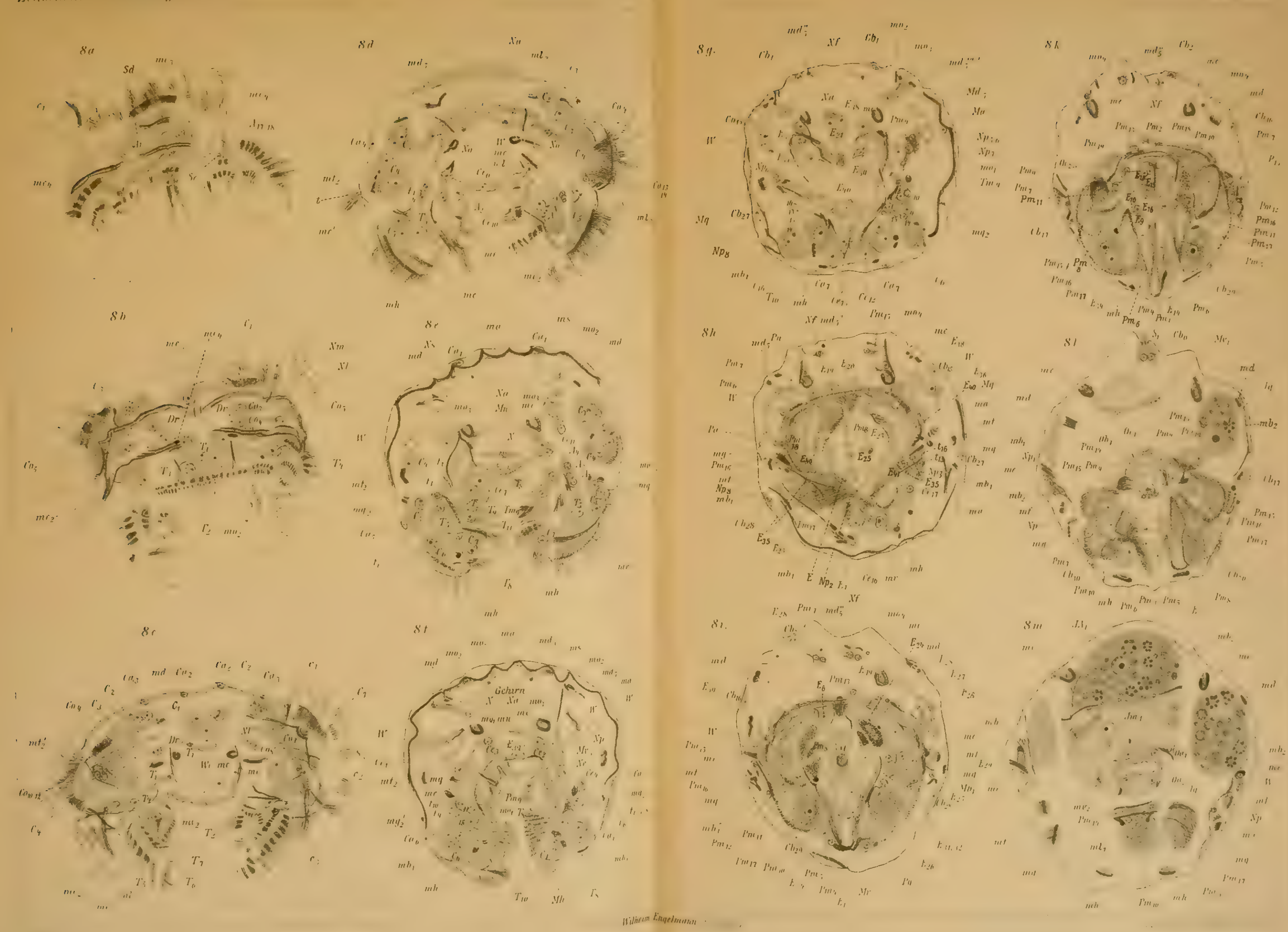



6a
7
8ff
8gg
8hh
8ii
27
6b
8kk
8ll
8mm
Subuncus
Scapo
Bulla
Fulcrum
Lig. mandib.
Mandibulum
Pm





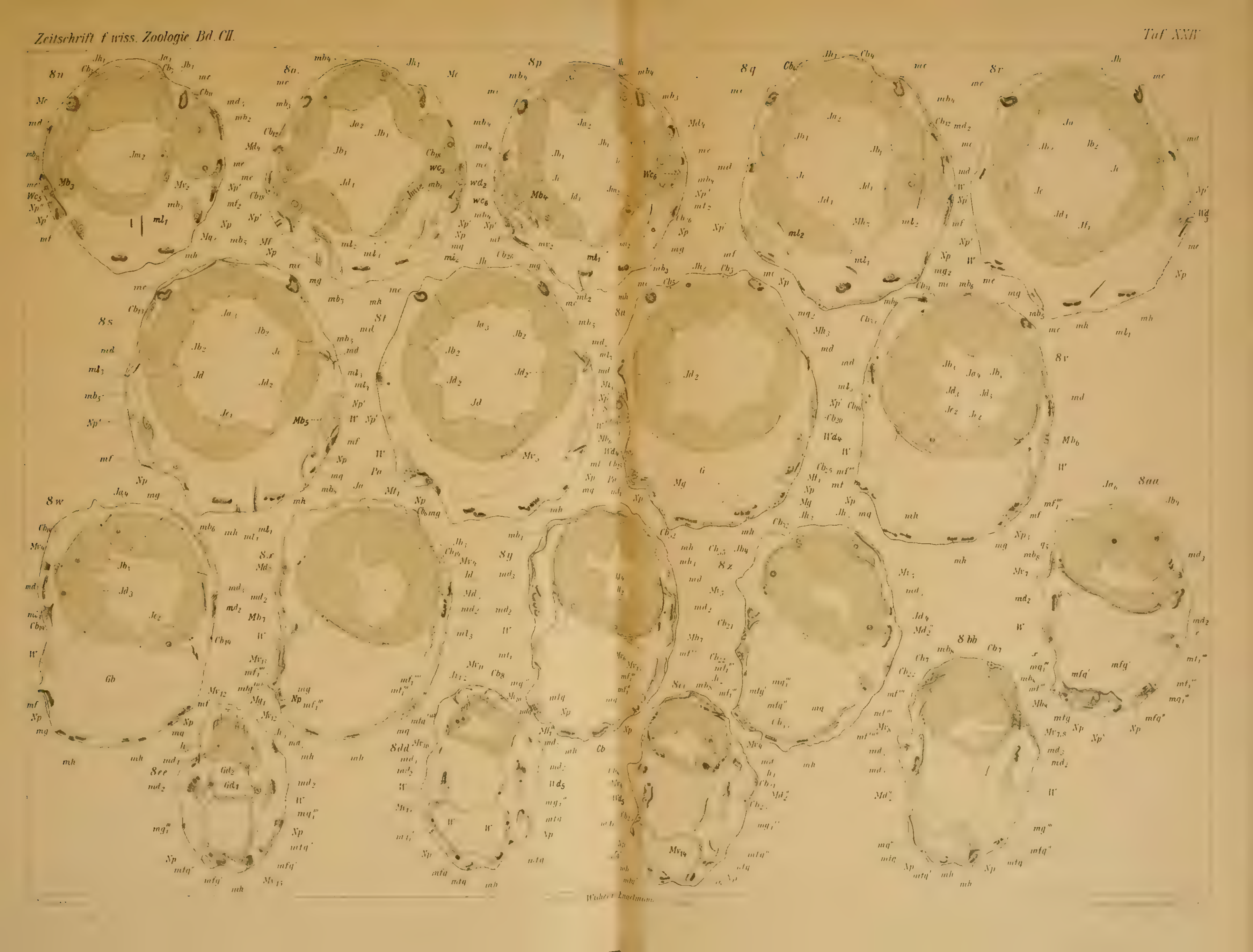


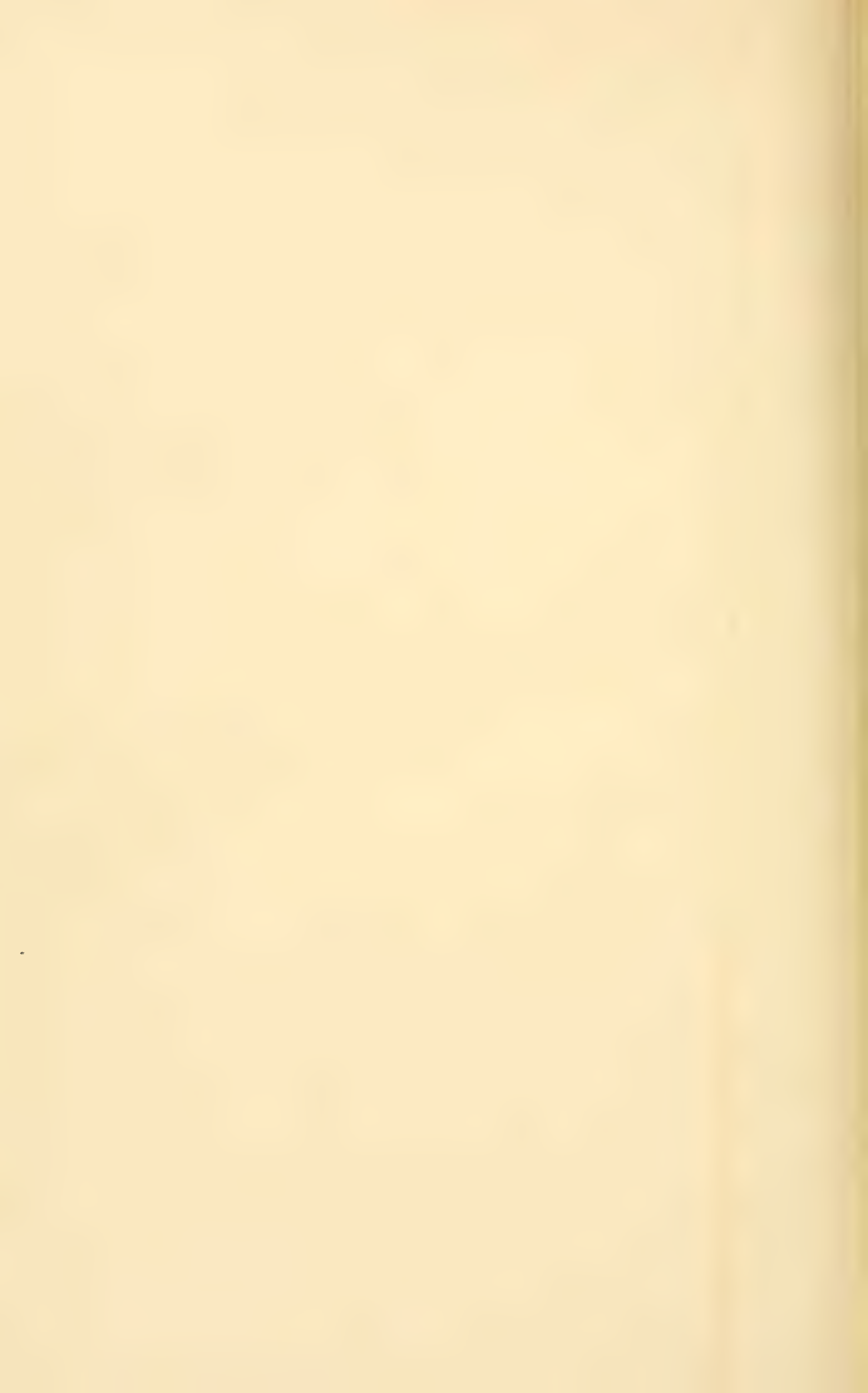






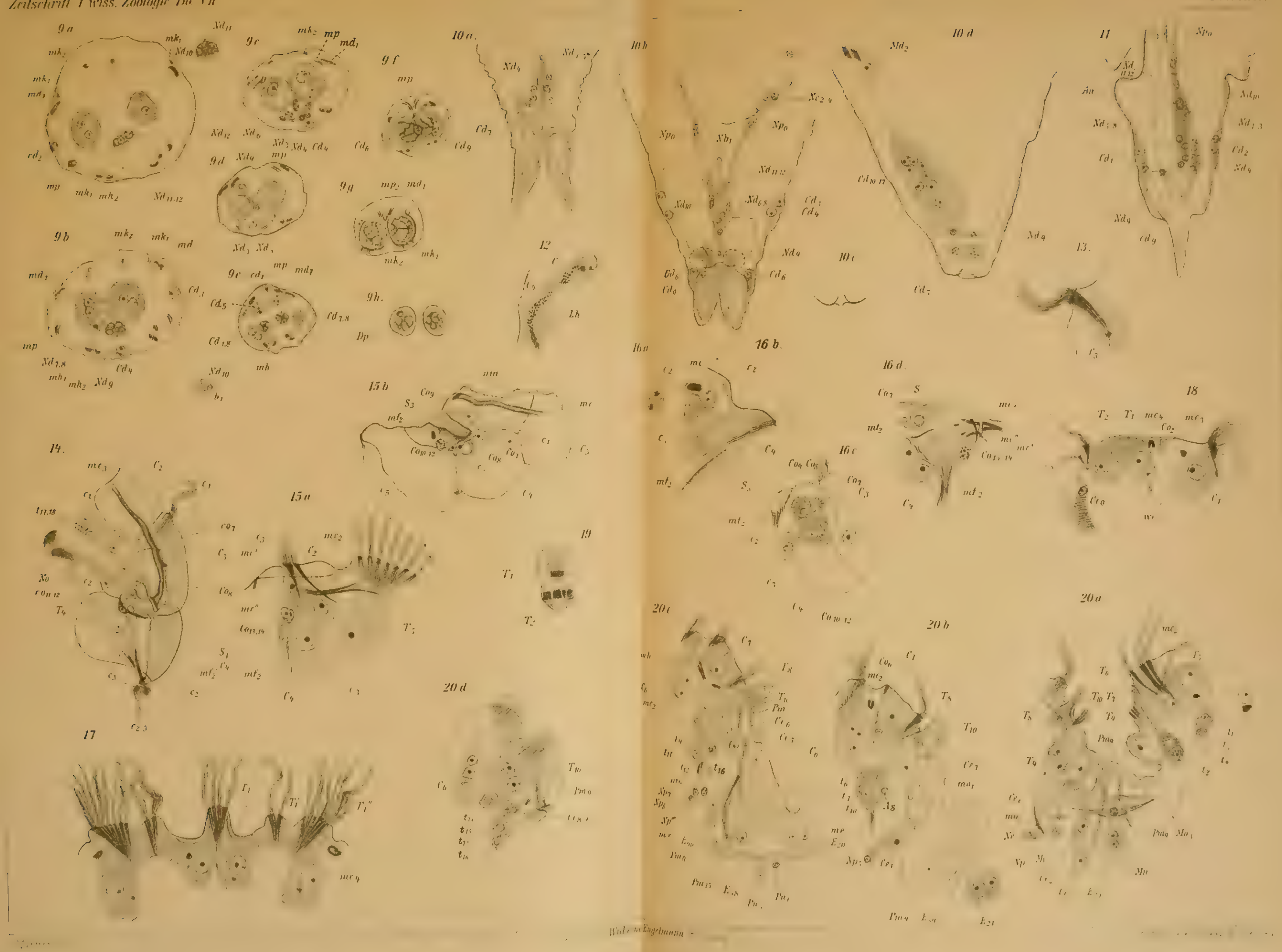



8 n
8 o
8 p
8 q
8 r
8 s
8 t
8 u
8 v
8 w
8 x
8 y
8 z
8 aa
8 bb
8 cc
8 dd
8 ee
Werner & Winter





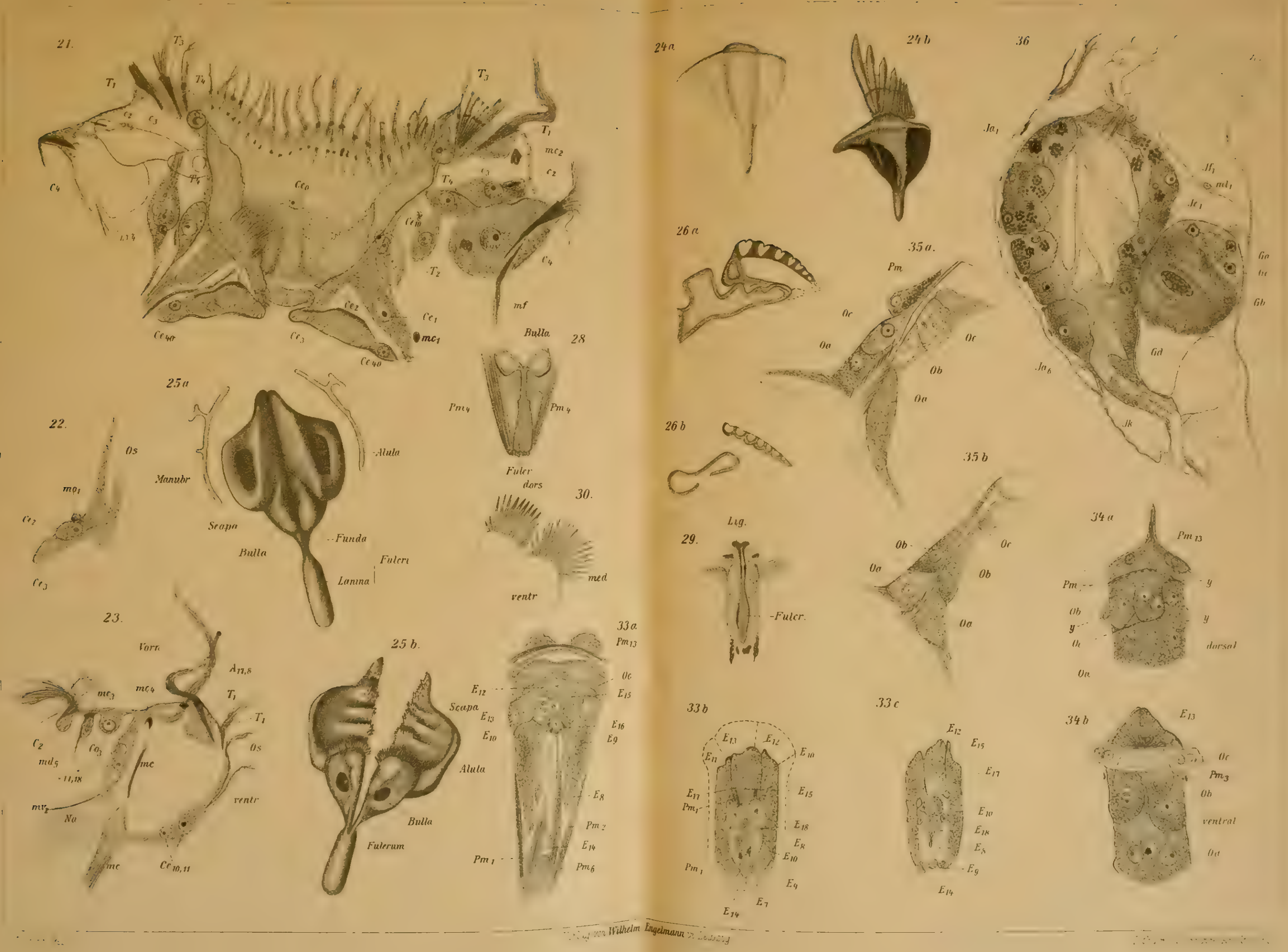










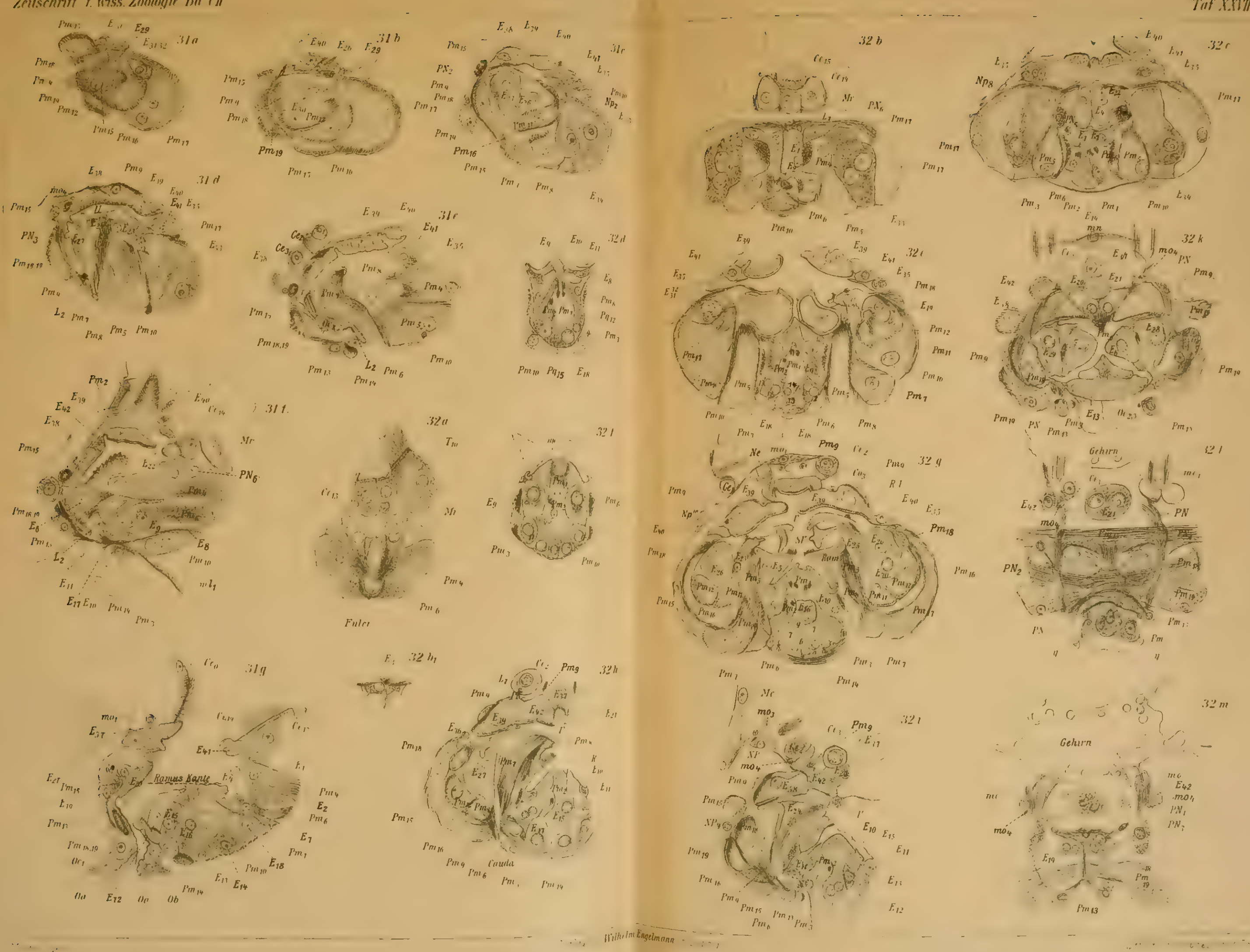


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

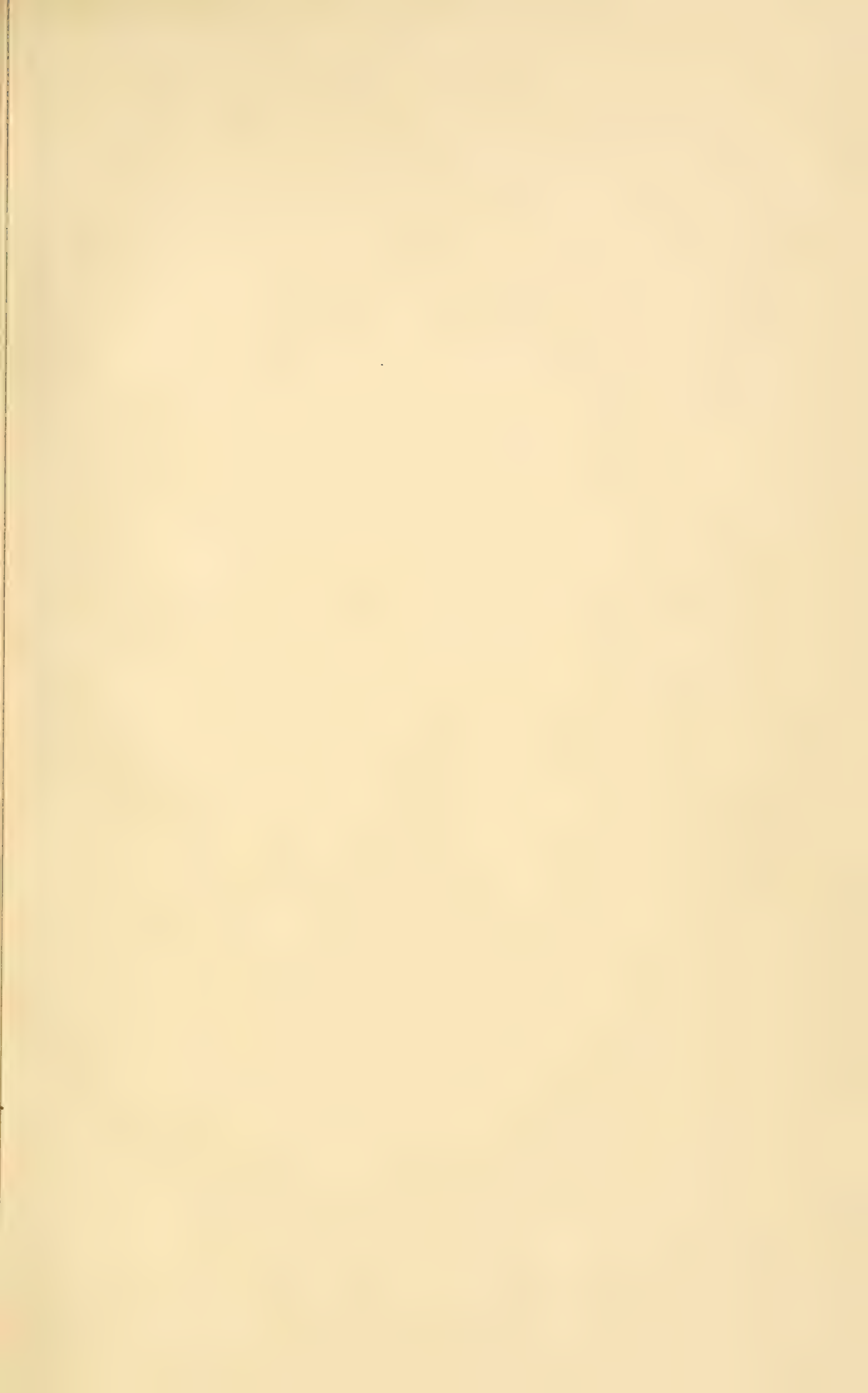




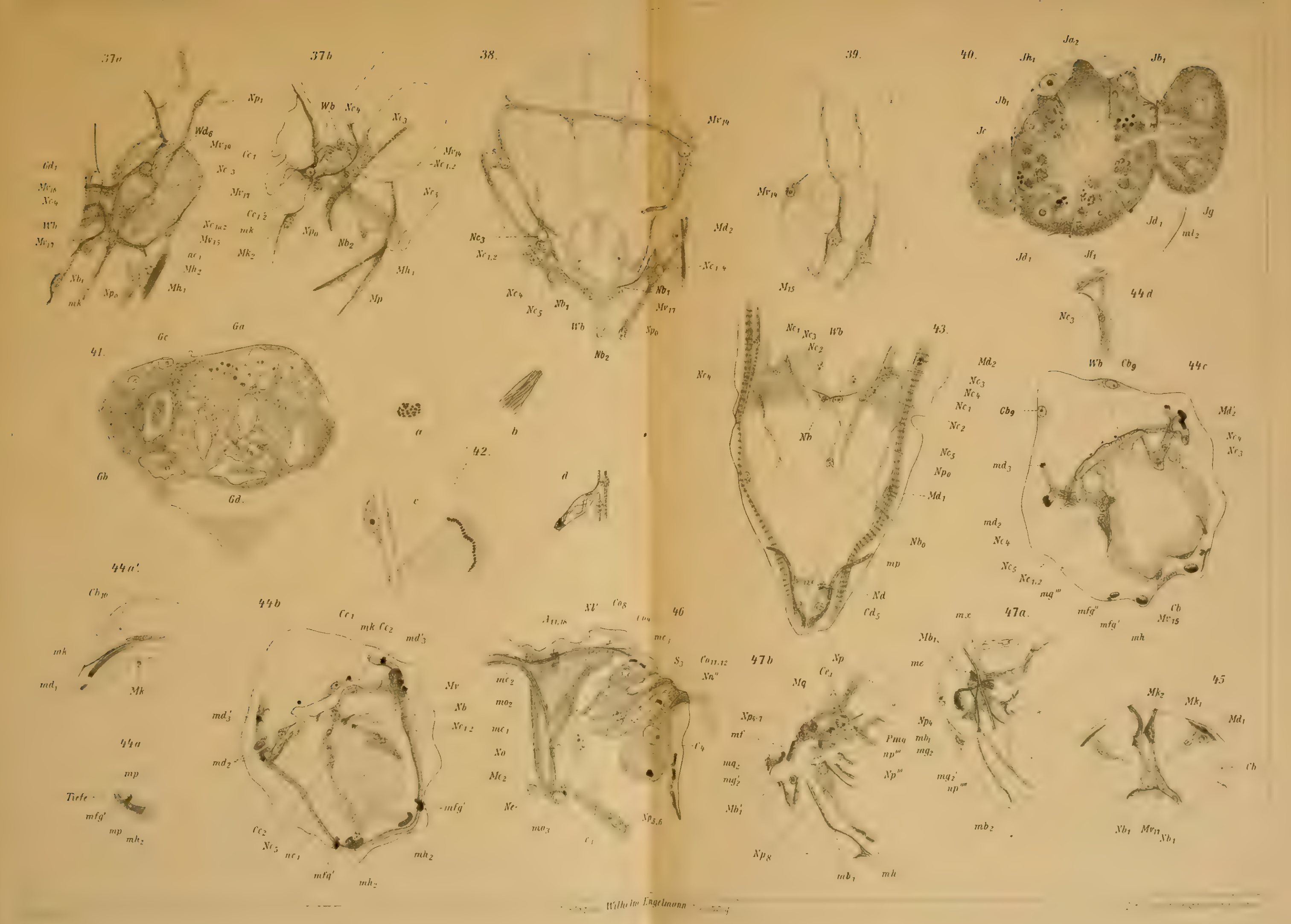



31a
31b
31c
31d
31e
31f
31g
32a
32b
32c
32d
32e
32f
32g
32h
32h₁
32i
32k
32l
32m
Romus Kante
Cauda
Fulcr
Gehirn
Gehirn

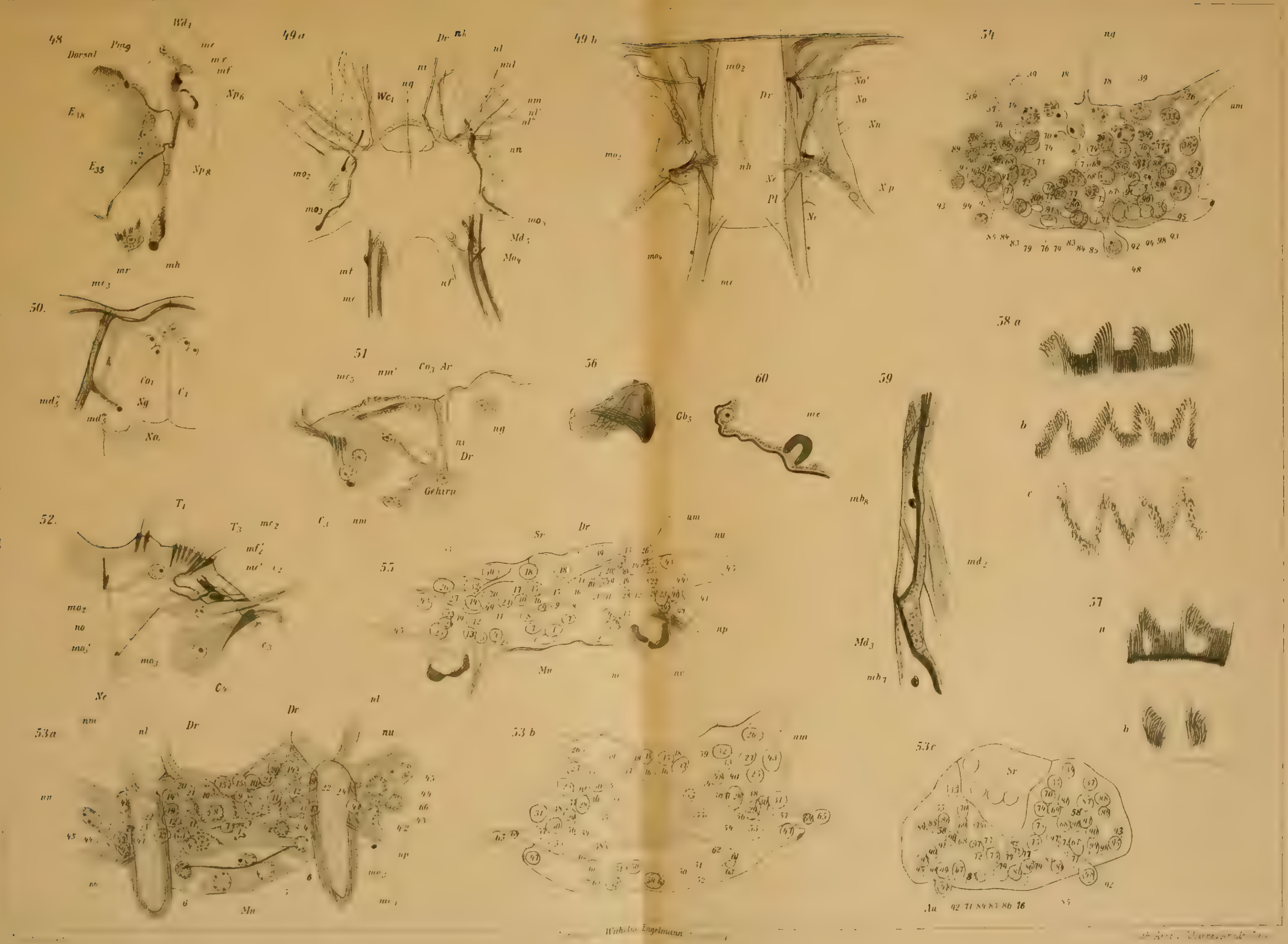







37a
37b
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44a
44a'
44b
44c
44d
45
46
47a.
47b
Wilhelm Engelmann

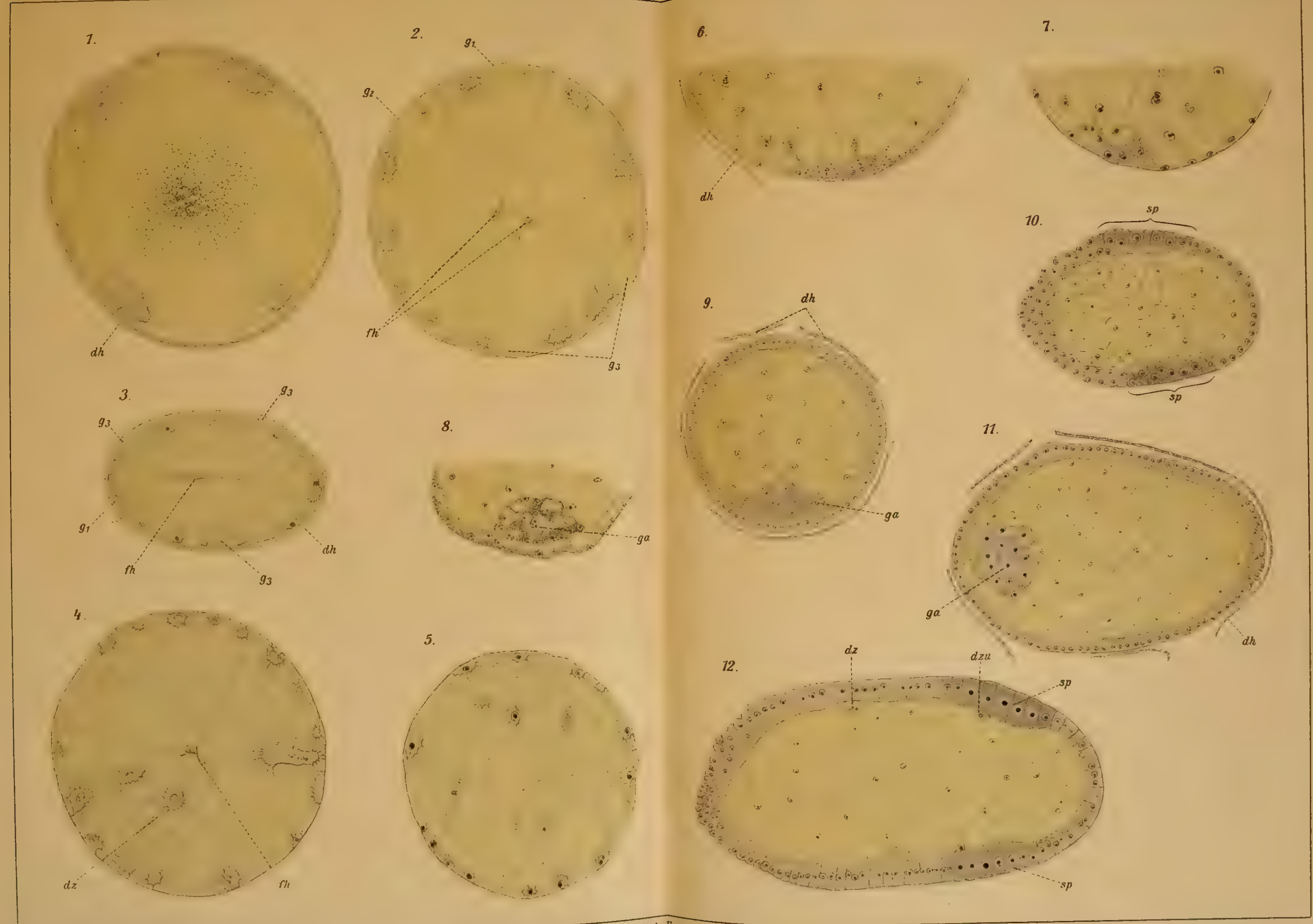












Vollmer gez.

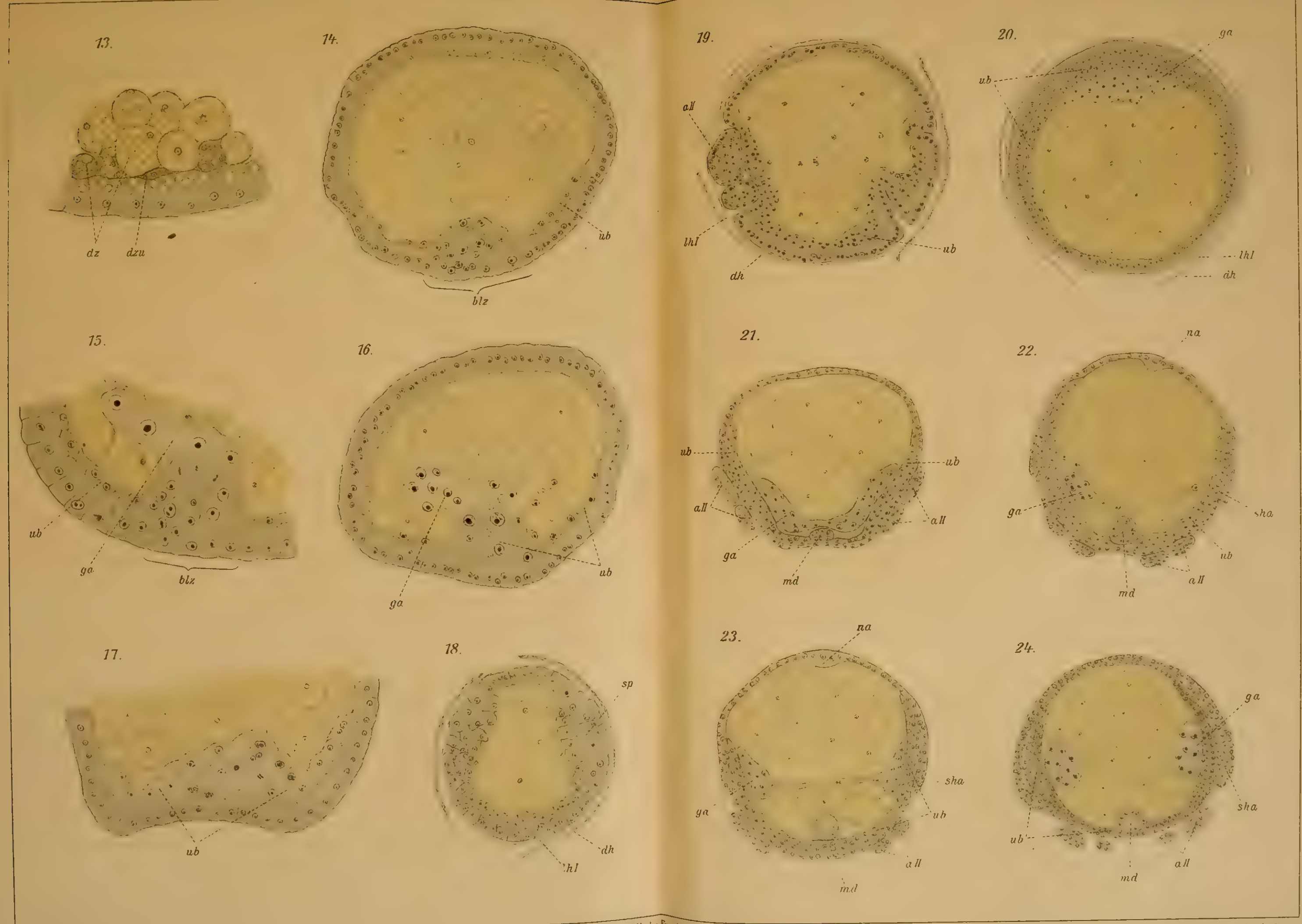
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.









Vollmer gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena











